

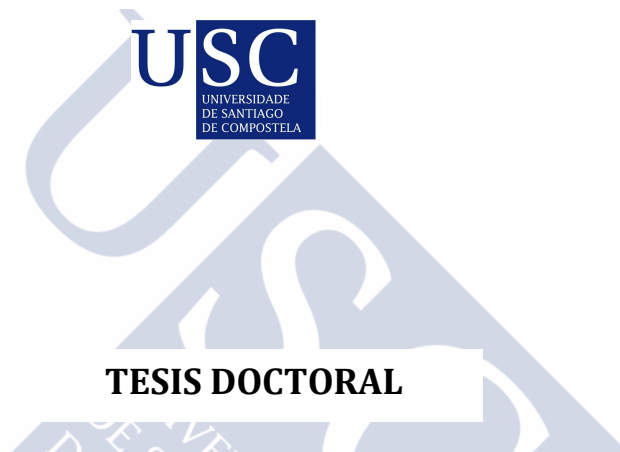
**INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN AGROBIOLÓGICAS DE GALICIA**

**Consejo Superior de Investigaciones Científicas**



**UNIVERSIDAD DE SANTIAGO DE COMPOSTELA**

**Departamento de Edafología y Química Agrícola**



**TESIS DOCTORAL**

**Secuestro de carbono y emisiones de CO<sub>2</sub>  
en ecosistemas forestales gallegos:  
materia orgánica edáfica y cambio global**

**BEATRIZ CARRASCO PÉREZ**

*Santiago de Compostela, noviembre de 2015*





**Dra. Ana Cabaneiro Albaladejo y Dra. Irene Fernández Piñeiro**, Científicos Titulares del C.S.I.C., adscritas al Departamento de Bioquímica del Suelo del Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia,

CERTIFICAN:

Que la presente memoria titulada: ***"Secuestro de carbono y emisiones de CO<sub>2</sub> en ecosistemas forestales gallegos: materia orgánica edáfica y cambio global"*** presentada por **Dña. Beatriz Carrasco Pérez** para optar al Grado de Doctor en Biología, fue realizada bajo su dirección en el Departamento de Bioquímica del Suelo del Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia del C.S.I.C.

Considerando que constituye trabajo de Tesis Doctoral, autorizan su presentación a fin de que pueda ser juzgada por el tribunal correspondiente.

Y para que conste, se expide y firma la presente certificación,

Santiago de Compostela, noviembre de 2015

Fdo.:

Dra. Ana Cabaneiro Albaladejo

Fdo.:

Dra. Irene Fernández Piñeiro



**Dra. Beatriz Prieto Lamas**, Profesora titular del Departamento de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Santiago de Compostela,

CERTIFICA:

Que la presente memoria titulada: ***"Secuestro de carbono y emisiones de CO<sub>2</sub> en ecosistemas forestales gallegos: materia orgánica edáfica y cambio global"*** presentada por **Dña. Beatriz Carrasco Pérez** para optar al Grado de Doctor en Biología, fue realizada bajo su tutela.

Considerando que constituye trabajo de Tesis Doctoral, autoriza su presentación a fin de que pueda ser juzgada por el tribunal correspondiente.

Y para que conste, se expide y firma la presente certificación,

Santiago de Compostela, noviembre de 2015

Fdo.:

Dra. Beatriz Prieto Lamas



## **AGRADECIMIENTOS**

Desde estas líneas quisiera expresar mi agradecimiento por el apoyo prestado a todas aquellas personas que han hecho posible la realización de este trabajo.

En primer lugar quisiera dar las gracias a mis directoras de tesis Ana Cabaneiro e Irene Fernández por haberme dado la oportunidad de realizar este trabajo de investigación bajo su dirección, por brindarme todo su apoyo y sobre todo por transmitirme su ilusión y positivismo por la Edafología. Muchísimas gracias a ambas por la confianza, los consejos, la amistad y el cariño que he recibido durante todo este tiempo.

A Beatriz Prieto Lamas, por aceptar ser mi tutora en este trabajo.

A los Departamento de Ingeniería Forestal y Producción Vegetal del Campus de Lugo, muy especialmente a Juan Gabriel Álvarez, Roque Soalleiro-Rodríguez y Ulises Diéguez por su inestimable ayuda en la selección de parcelas, a Felipe Crecente, Hector Ferreira, Miguel Balboa y Marcos Barrio por la toma de muestras y a Horacio Ferradás, Samuel Porto y Esteban Gómez por su inestimable ayuda en los trabajos de campo.

A Robert Jandl, Barbara Kitzler, Kerstin Michelle y al resto del personal de BFW (Austrian Research Centre for Forests) de Viena. Mi estancia con vosotros fue sin duda inolvidable. Gracias por hacerme sentir como en casa y por enseñarme tantas cosas en tan poco tiempo.

Al Servicio de Apoyo a la Investigación (SAI) de la Universidad de A Coruña por los análisis isotópicos de  $^{13}\text{C}$ , la sección de Resonancia Magnética Nuclear de la Universidad de Santiago de Compostela por sus servicios de RMN y muy especialmente a M<sup>a</sup> José Ginzo del Departamento de Estadística e Investigación Operativa de la Facultad de Matemáticas de la Universidad de Santiago de Compostela por su ayuda en el tratamiento estadístico de los datos.

## Agradecimientos

---

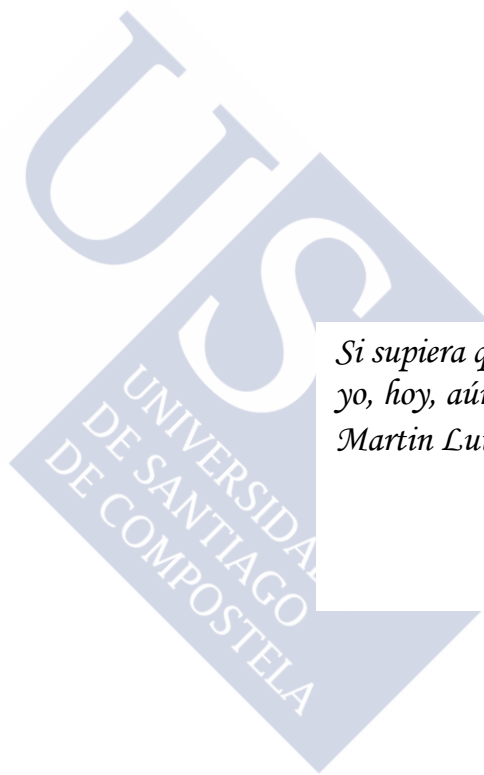
También quiero agradecer a José Salmonte, Anita, Marián, Ángela, Maite, Daniel y María su incondicional apoyo técnico y a todos mis compañeros del IIAG (Aurora, Mili, Carmen, Ángeles, Serafín, Chus, Alejandra, Sonia, Jorge, etc.) que de alguna forma me animaron a llevar a cabo esta memoria, muy especialmente a Fina por sus constantes muestras de cariño y ánimo.

Por supuesto a mi familia, por apoyarme siempre en todo aquello que me propongo y creer en mi, soy lo que soy gracias a ellos.

Por último, y muy especialmente, a Pablo, por su paciencia infinita, su comprensión y cariño. Espero poder devolverte todo el tiempo que te debo.

*Gracias*





*Si supiera que el mundo se acaba mañana,  
yo, hoy, aún, plantaría un árbol.*

*Martin Luther King*





## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>1.1. CICLO DEL CARBONO Y CAMBIO GLOBAL</b>	<b>3</b>
1.1.1. ANTECEDENTES Y SITUACIÓN ACTUAL	4
1.1.2. EVIDENCIAS Y EFECTOS MÁS DESTACABLES DEL CAMBIO GLOBAL	8
<b>1.2. EL CARBONO EN LOS ECOSISTEMAS FORESTALES</b>	<b>15</b>
1.2.1. RESERVAS DE CARBONO EN LOS ECOSISTEMAS FORESTALES	19
1.2.2. EL PAPEL DEL SUELO EN EL CICLO DEL CARBONO	24
1.2.3. FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LA CAPACIDAD DE SECUESTRO DE CARBONO EN LOS SUELOS FORESTALES	30
1.2.3.1. Material de partida	30
1.2.3.2. Condiciones climáticas: temperatura y humedad	31
1.2.3.3. Tipo de especie arbórea	36
1.2.3.4. Edad de la masa forestal	42
<b>2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS</b>	<b>47</b>
<b>3. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	<b>57</b>
<b>3.1. MATERIAL</b>	<b>59</b>
3.1.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA GEOGRÁFICA	59
3.1.2. DATOS CLIMATOLÓGICOS DE LAS ZONAS DE ESTUDIO	61
3.1.3. CARACTERÍSTICAS DE LOS ECOSISTEMAS FORESTALES SELECCIONADOS	66
<b>3.2. METODOLOGÍA</b>	<b>67</b>
3.2.1. DISEÑO EXPERIMENTAL	67
3.2.2. CARACTERIZACIÓN GENERAL DEL SUELO Y DE LA HOJARASCA	69
3.2.2.1. Recogida y preparación de muestras	69
3.2.2.2. Análisis de las propiedades generales	71
3.2.3. ESTUDIO DE LA MATERIA ORGÁNICA	74
3.2.3.1. Ensayos de laboratorio	74
3.2.3.1.1. Determinación del carbono total	74
3.2.3.1.2. Estudio de la composición química de la materia orgánica	75

3.2.3.1.2.1. Estudios basados en técnicas de Resonancia Magnética Nuclear.....	75
3.2.3.1.2.2. Estudios isotópicos.....	76
<b>3.2.3.1.3. Dinámica de mineralización del carbono.....</b>	<b>77</b>
3.2.3.1.3.1. Estudios respirométricos de suelo.....	77
3.2.3.1.3.2. Determinación del coeficiente térmico $Q_{10}$ .....	78
3.2.3.1.3.3. Estudios biodegradativos de hojarasca.....	79
<b>3.2.3.2. Ensayos de campo.....</b>	<b>81</b>
3.2.3.2.1. Monitorización de la temperatura edáfica.....	81
3.2.3.2.2. Determinación de los flujos edáfico de $CO_2$ in situ.....	81
3.2.3.2.3. Determinación del coeficiente térmico $Q_{10}$ .....	82
<b>3.2.4. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS RESULTADOS.....</b>	<b>83</b>
3.2.4.1. Análisis de correlaciones.....	83
3.2.4.2. Criterio del $\chi^2$ .....	83
3.2.4.3. Análisis de varianza.....	83
3.2.4.4. Análisis de componentes principales.....	84
3.2.4.5. Análisis de clasificación jerárquica.....	85
3.2.4.6. Modelos de regresión multilíneal.....	85
3.2.4.7. Modelos cinéticos.....	85
3.2.4.7.1. Tiempo de semi-vida.....	89
3.2.4.7.2. Tasa de renovación.....	90
<b>3.3. ABREVIATURAS.....</b>	<b>90</b>
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>93</b>
<b>4.1. CICLO DEL CARBONO EDÁFICO EN ECOSISTEMAS FORESTALES DE FRONDOSAS AUTÓCTONAS GALLEGAS.....</b>	<b>95</b>
4.1.1. INFLUENCIA DE LA ESPECIE FORESTAL SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL SUELO.....	96
4.1.2. INFLUENCIA DE LA ESPECIE FORESTAL SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA EDÁFICA.....	106
4.1.2.1. Reservas de carbono en el medio edáfico.....	106
4.1.2.2. Composición de la materia orgánica del suelo.....	112
4.1.2.2.1. Principales grupos orgánicos funcionales.....	112
4.1.2.2.2. Distribución isotópica ( $^{13}C/^{12}C$ ) a lo largo del perfil edáfico.....	116

4.1.2.3. Dinámica de mineralización de la materia orgánica.....	120
4.1.2.3.1. <i>Mineralización potencial del carbono del suelo</i> .....	120
4.1.2.3.2. <i>Monitorización estacional de los flujos de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera</i> .....	134
4.1.2.4. Estudio estadístico de los efectos de la especie arbórea sobre el suelo.....	146
4.1.3. CARACTERÍSTICAS DE LOS APORTES VEGETALES EN FUNCIÓN DE LA ESPECIE ARBÓREA.....	151
4.1.3.1. Composición química e isotópica de los aportes vegetales.....	151
4.1.3.1.1. <i>Grupos orgánicos funcionales</i> .....	152
4.1.3.1.2. <i>Composición isotópica</i> .....	155
4.1.3.2. Biodegradabilidad y tiempo de vida media de los aportes vegetales.....	156
4.1.3.2.1. <i>Dinámica de mineralización potencial del carbono</i> .....	159
4.1.3.2.2. <i>Dinámica isotópica <sup>13</sup>C durante el proceso biodegradativo</i> .....	170
4.1.3.3. Estudio estadístico de los efectos de la especie arbórea sobre los aportes vegetales.....	175
4.1.4. BALANCE GLOBAL DEL CICLO DEL CARBONO EDÁFICO.....	179
4.2. COMPARACIÓN ENTRE EL CICLO DEL CARBONO EDÁFICO EN ECOSISTEMAS FORESTALES DE FRONDOSAS Y ECOSISTEMAS DE CONÍFERAS.....	187
4.2.1. RESERVAS DE CARBONO EN EL MEDIO EDÁFICO.....	195
4.2.2. COMPOSICIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA.....	197
4.2.3. DINÁMICA DE MINERALIZACIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA.....	200
4.2.3.1. Mineralización potencial del carbono del suelo.....	200
4.2.3.2. Biodegradabilidad y tiempo de semi-vida de los aportes vegetales.....	206
4.2.3.3. Monitorización estacional de los flujos de CO <sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera.....	209
4.2.4. ESTUDIO ESTADÍSTICO COMPARATIVO ENTRE ECOSISTEMAS DE CADUCIFOLIAS Y PERENNIFOLIAS.....	215
5. CONCLUSIONES.....	235
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	245





# 1. Introducción





## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. CICLO DEL CARBONO Y CAMBIO GLOBAL

A largo de los últimos años, el interés por una mayor comprensión del ciclo global del carbono (C) se ha visto incrementado debido no sólo a su implicación en las actividades básicas para el sostenimiento de la vida, sino también por ser clave para la regulación del clima mundial, confiriéndole el carácter de desafío intelectual ineludible tanto para la comunidad científica como para la sociedad en su conjunto. Como respuesta a dicho desafío es necesario un conocimiento profundo del papel del ciclo del C en la dinámica del sistema climático, así como de los procesos y factores implicados, tanto de origen natural como antrópico, y de las perturbaciones asociadas. Los esfuerzos para alcanzar dicho conocimiento se dirigen fundamentalmente hacia la consecución de los siguientes objetivos:

- (a) cuantificación de los efectos de las actividades humanas sobre el ciclo del C
- (b) determinación de la respuesta de los ecosistemas naturales a distintas perturbaciones
- (c) predicciones eficaces de los comportamientos futuros de las reservas y flujos de C
- (d) exploración de posibles mecanismos para la estabilización de la composición atmosférica a través de un adecuado y sostenible mantenimiento del denominado según Canadell y Raupach (2008) o Canadell *et al.* (2010) sistema *carbono-clima-ser humano*.

En resumen, estos cuatro objetivos van encaminados a clarificar las modificaciones sufridas por el ciclo del C, las consecuencias de estas modificaciones y los procesos implicados en la mitigación y adaptación a los cambios presentes y futuros tanto en el ciclo del C como en el clima.

### 1.1.1. ANTECEDENTES Y SITUACIÓN ACTUAL

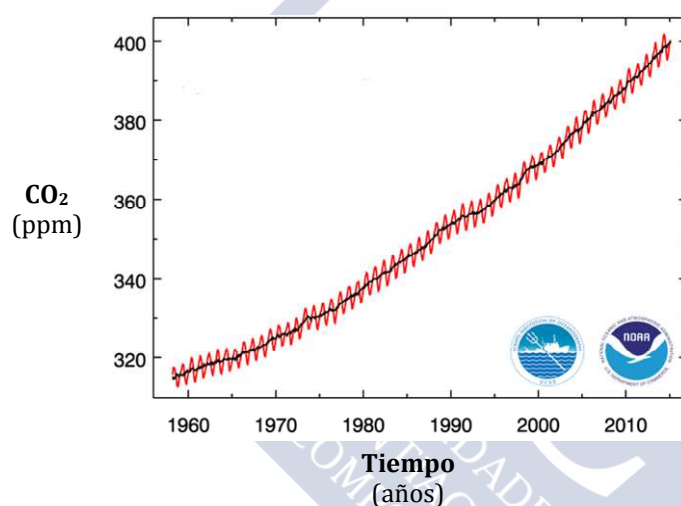
La importancia del ciclo global del C y la necesidad de comprender su funcionamiento reside no sólo en que dicho elemento es una parte esencial del sistema Tierra y un constituyente básico de la vida, sino también por la presencia de este elemento en la atmósfera en forma de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  u otras sustancias orgánicas volátiles que influyen en su capacidad para la regulación de la temperatura terrestre al tener un papel clave como causantes del efecto invernadero. Puede decirse por tanto que el C interviene activamente sobre la dinámica climática a la vez que sobre los principales procesos físicos, químicos y biológicos que tienen lugar en los océanos y la biosfera terrestre, por lo que no es de extrañar que los cambios producidos en el ciclo del C alcancen dimensiones globales.

Los denominados gases de efecto invernadero (GEIs) son fundamentalmente el vapor de agua, el dióxido de C ( $\text{CO}_2$ ), el metano ( $\text{CH}_4$ ), el óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ), los compuestos clorofluorcarbonados (CFC) y el ozono ( $\text{O}_3$ ) y se caracterizan por permitir la entrada en la atmósfera de radiación solar de onda corta y atrapar un porcentaje importante de la radiación de onda larga que sale de la superficie terrestre. Esta característica va a ser la responsable de que la temperatura existente en el planeta se mantenga en valores dentro de un rango adecuado para la vida, habiéndose señalado la posible existencia de cierto desequilibrio, también llamado *forzamiento radiactivo*, en el balance entre la energía solar absorbida y la atrapada por la Tierra como consecuencia de la presencia de estos gases en la atmósfera. Dicho desequilibrio, también inducido en ocasiones por causas naturales (emisiones procedentes de erupciones volcánicas o de fuentes naturales como la vegetación, arrastre de polvo por el viento, etc.), está en los últimos años provocado fundamentalmente por la actividad humana (Bravo *et al.*, 2007).

Después del vapor de agua el gas que más contribuye al efecto invernadero es el  $\text{CO}_2$  (IPCC, 1996). Su concentración en la atmósfera viene determinada por el balance entre las ganancias y las pérdidas que se producen en las transferencias de C entre el aire y otros reservorios como la biosfera, el océano y el interior de la Tierra. Esta concentración ha ido variando a lo largo de la historia del planeta como consecuencia



de diversos factores (cambios en la órbita terrestre, ciclos en la actividad solar, grandes erupciones volcánicas, alteraciones en la composición atmosférica asociadas a otros gases de origen natural como  $\text{CH}_4$ ,  $\text{O}_3$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ , vapor de agua, etc.), llegándose a alcanzar un equilibrio dinámico en los intercambios de  $\text{CO}_2$  entre los diferentes compartimentos implicados en el ciclo global del C. Las desviaciones de este equilibrio, que conducen a cambios en la concentración de  $\text{CO}_2$  en la atmósfera, pueden observarse de manera evidente cuando se representa la evolución de la concentración de este gas en el aire a lo largo de los últimos años tal y como se muestra en la figura 1.



**Figura 1.** Concentración atmosférica de  $\text{CO}_2$  (ppm) registrada durante los últimos 50 años (1958-2015) por la estación de Mauna Loa en Hawai. La línea roja representa las medidas directas de dicho gas en la atmósfera y la línea negra se corresponde con los datos corregidos estacionalmente. Fuente: NOAA/ESRL(<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>).

En esta imagen, cuyos datos se corresponden con las mediciones de  $\text{CO}_2$  realizadas por la estación de referencia del  $\text{CO}_2$  global ubicada en Mauna Loa (Hawai) durante las últimas cinco décadas (1958-2015), se aprecia que la línea de incremento de dicho elemento tiene forma quebrada y no rectilínea, revelando oscilaciones periódicas anuales de varias partes por millón. Estas alteraciones se deben a los cambios estacionales invierno-verano que tienen lugar en el conjunto de la biomasa terrestre. Así, durante la estación de crecimiento vegetativo la vegetación absorbe  $\text{CO}_2$  del aire y la concentración atmosférica baja. Por el contrario, en la época de hibernación la biomasa terrestre pierde C y la concentración de  $\text{CO}_2$  en el aire aumenta. Ya que la

cantidad de biomasa en la vegetación en el hemisferio norte es mucho mayor que la del sur, los efectos de la primera son dominantes en el conjunto de la atmósfera, de tal forma que en Mauna Loa se suele alcanzar un máximo en el contenido atmosférico de CO<sub>2</sub> durante el mes de mayo y un mínimo los meses de septiembre u octubre.

Sin tener en cuenta estas variaciones estacionales, cuyo origen es manifiestamente natural, el equilibrio dinámico alcanzado entre los distintos reservorios de C a la hora de liberar y secuestrar CO<sub>2</sub> se ha visto modificado sustancialmente en los últimos 250 años como consecuencia del importante incremento antropogénico de las emisiones de CO<sub>2</sub> y los cambios ocasionados en los sumideros naturales de C (fundamentalmente en los océanos y en la biosfera terrestre). Aunque son cinco fundamentalmente los factores responsables de los cambios en el clima mundial de acuerdo con Arsuaga y Martínez (1998): (1) sucesos catastróficos (impactos de meteoritos), (2) evolución geodinámica del planeta, (3) comportamiento del sistema atmósfera-hidrosfera, (4) fluctuaciones naturales de la órbita de la Tierra alrededor del Sol y (5) efectos de la biosfera, es en este último punto, donde se incluye la actividad humana, en el que se señala la aparición de nuestra especie como el elemento perturbador más relevante en la vida del planeta (Bravo *et al.*, 2007).

La intervención del hombre sobre el ciclo global del C, y como consecuencia sobre el clima, ha tenido lugar durante miles de años. El dominio del fuego (hace entre 350.000 y 450.000 años), la aparición de la agricultura (hace unos 10.000 años) o la revolución industrial (hace unos 250 años) son algunos de los hitos más destacables en el proceso que se ha dado a conocer como cambio global (Bravo *et al.*, 2007). No obstante, ha sido únicamente durante los últimos dos siglos cuando las modificaciones introducidas en el sistema Tierra por el ser humano han tenido efectos notables sobre el ciclo del C y el equilibrio natural que existía en el mismo. El papel del sistema energético actual, caracterizado por el consumo y sobreexplotación de las fuentes de energía no renovables, bien sea carbón, petróleo o gas natural, junto con los cambios en el uso del suelo (deforestación, incremento del uso del suelo en agricultura y urbanismo) y sus consecuencias tanto para las emisiones de GEIs como para los recursos naturales, son

los principales responsables de los profundos cambios ambientales experimentados y todos ellos están relacionados, tienen su origen o son consecuencia de un único factor: el incremento de la población humana. Una población que ha experimentado un continuo crecimiento exponencial durante casi un millón de años, superando en la actualidad los 7.000 millones de habitantes, y que se estima que continúe en las próximas décadas alcanzando los 9.300 millones de habitantes en el año 2050 y los más de 10.000 millones al finalizar el presente siglo (Naciones Unidas, 2011). El incremento de la población mundial ha ido acompañado de un mayor consumo per cápita de recursos y energía, lo que ha posibilitado que tanto el número de individuos como el uso de energía hayan crecido conjuntamente de manera exponencial en el último siglo (Michalak *et al.*, 2011). Por otro lado, la fuerte dependencia del C como fuente de energía junto con la intensa transformación del territorio que ha tenido lugar desde el inicio de la agricultura hace 10.000 años ha dado como resultado que el CO<sub>2</sub> y otros GEIs así como el consumo de recursos naturales estén creciendo a un ritmo mucho mayor al que está aumentando la población, ya de por sí significativo, por lo que se estima que la capacidad de carga del planeta se alcanzará con un nivel de población menor que el que se había previsto inicialmente (estimada en unos 10-16.000 millones de habitantes en el escenario más favorable) debido fundamentalmente a que la repercusión ambiental de los individuos de los países más desarrollados económicamente tiene un peso proporcionalmente mayor en cuanto al uso de recursos (el consumo medio de un ciudadano de un país desarrollado equivale al consumo de diez ciudadanos de países pobres) en comparación con la de los países menos desarrollados (Duarte *et al.*, 2006).

Ante esta perspectiva algunos autores han propuesto el término *Antropoceno* para referirse a la etapa actual del planeta. Formulado en el año 2000 por el químico atmosférico y premio Nobel Paul Crutzen, junto con su colega E. Stoermer, el Antropoceno designa una nueva era geológica donde el ser humano ha emergido como una nueva fuerza capaz de alterar los procesos fundamentales de la biosfera (Crutzen y Stoermer, 2000). Los cambios observados han sido de tal magnitud, que han dado lugar

a que en los últimos años del siglo XX la sociedad haya reconocido la amenaza que sus actividades y modos de vida suponen para el medio ambiente, comenzando a responder colectivamente, entre otras actividades, mediante la creación de agendas nacionales e internacionales, como el (i) establecimiento en 1988 del *Panel Intergubernamental para el Cambio Climático* (IPCC) por parte de los países pertenecientes a la Unión Meteorológica Mundial y las Naciones Unidas, (ii) la redacción del *Protocolo de Kioto*, considerado como el acuerdo de mayor relevancia internacional en materia de cambio climático, (iii) la adopción y desarrollo de *políticas medioambientales* que contemplen diferentes planes de actuación para reducir el conflicto político creado entre la creciente demanda de productos basados en el C y la seguridad alimentaria, la seguridad energética y la conservación de la biodiversidad, así como (iv) el establecimiento de *estrategias* encaminadas a alcanzar un *modo de vida sostenible*, traspasando de este modo las fronteras del ámbito científico.

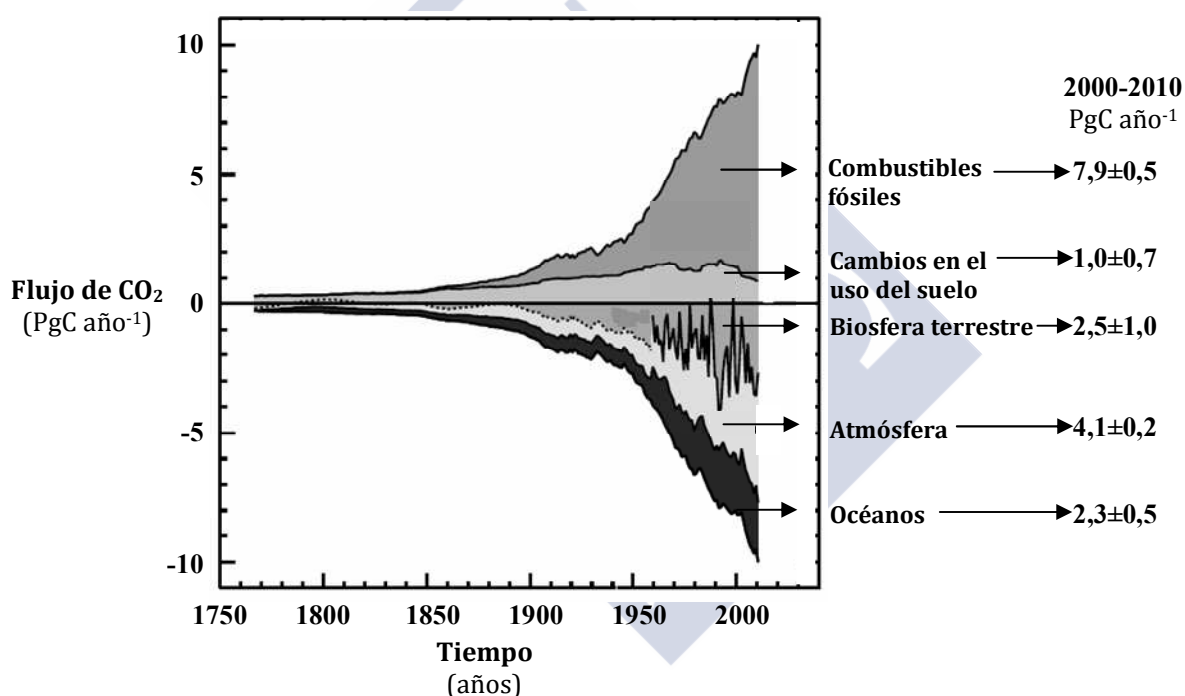
### 1.1.2. EVIDENCIAS Y EFECTOS MÁS DESTACABLES DEL CAMBIO GLOBAL

A lo largo de los últimos años el cambio global ha pasado de ser una suposición a un hecho constatado por numerosas y diversas investigaciones científicas. En enero de 2014 el IPCC, como principal órgano internacional encargado de evaluar el cambio climático, ha dado a conocer su último informe (AR5) en el que se valora la problemática ambiental actual en relación al cambio climático. Dicho informe, elaborado por más de 250 autores, donde se citan más de 9.000 artículos científicos y que recoge más de 50.000 comentarios, constituye el documento más completo y de mayor autoridad que existe hoy sobre la evidencia de los cambios en el sistema climático a nivel mundial. En él se reafirma lo ya constatado por diversos autores durante las últimas décadas: que "el cambio global es real e inequívoco y que el calentamiento observado desde 1950 es principalmente producto de la actividad humana con un 95 % de probabilidad", nivel de certeza que no se tenía con anterioridad.

La mayor evidencia conocida sobre el cambio global en los balances de C a nivel planetario son los resultados obtenidos con las medidas continuas de la concentración

de CO<sub>2</sub> iniciadas por Charles Keeling en Mauna Loa (Hawai) en 1958 y que hoy continúan en más de 100 estaciones alrededor del mundo. Las oscilaciones registradas en la concentración de este gas en la atmósfera han estado determinadas por las diferentes etapas por las que la sociedad ha pasado a lo largo de este último cuarto de siglo. Así, a partir de la década de los 90, se observaron ligeros descensos en las emisiones de CO<sub>2</sub> a la atmósfera procedentes de los cambios en el uso del suelo ( $1,5 \pm 0,7$  Pg C a<sup>-1</sup> durante el periodo 1990-1999 y  $1,1 \pm 0,7$  Pg C a<sup>-1</sup> durante el comprendido entre 2000 y 2009 según datos aportados por Global Carbon Project en su último informe del 2011) motivados fundamentalmente por la reducción en las tasas de deforestación en los trópicos y por el incremento en la reforestación de tierras agrarias que se llevó a cabo en Europa y América del Norte como consecuencia de la Directiva EU 2080/92. También se registró en el año 2009 una leve disminución en las emisiones globales de este gas a la atmósfera procedente de la quema de combustibles fósiles de un 1,4 % como consecuencia del impacto de la crisis financiera global del 2008-2009 (Peters *et al.*, 2011). No obstante, estos descensos fueron puntuales y no llegaron a compensar la evolución creciente que ha ido experimentando el CO<sub>2</sub> a lo largo los últimos años, de tal manera que los datos registrados en Mauna Loa, combinados con datos económicos sobre el uso de combustibles fósiles y datos históricos sobre el cambio de uso del territorio, muestran que aproximadamente la mitad del CO<sub>2</sub> emitido a través de la quema de combustibles fósiles y el cambio de uso del suelo ha permanecido en la atmósfera (Michalak *et al.*, 2011), mientras que la otra mitad ha sido retirada de la misma y fijada en formas sólidas por la biosfera terrestre y los océanos. De esta forma, durante la década 2000-2010, los flujos de C de origen antrópico han llegado a ser por primera vez comparables en magnitud a los flujos naturales de dicho elemento (Canadell *et al.*, 2007a; Le Quéré *et al.*, 2009), cuyos valores medios alcanzaron los 9 Pg C año<sup>-1</sup>. Esta situación aparece representada en la figura 2 donde se recogen las modificaciones que se han ido produciendo en cuanto a la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> a lo largo del periodo estudiado. En la parte superior de la gráfica se sitúan los datos correspondientes a las emisiones de CO<sub>2</sub> a la atmósfera procedentes de la quema de combustibles fósiles y los cambios en el uso del suelo, cuyos flujos anuales se

representan con valores positivos en el eje de la izquierda ( $\text{Pg C año}^{-1}$ ). En la parte inferior aparece reflejado el destino del  $\text{CO}_2$  liberado a la atmósfera durante el mismo periodo, incluyendo la acumulación atmosférica de  $\text{CO}_2$  (estimada como la diferencia entre las emisiones procedentes de la quema de combustibles fósiles, de otras emisiones industriales y de los cambios de uso del suelo, y el  $\text{CO}_2$  absorbido por los sumideros terrestres y oceánicos), junto con la captura de dicho gas llevada a cabo por los océanos y la biosfera terrestre, representados estos valores como flujos de  $\text{CO}_2$  negativos.

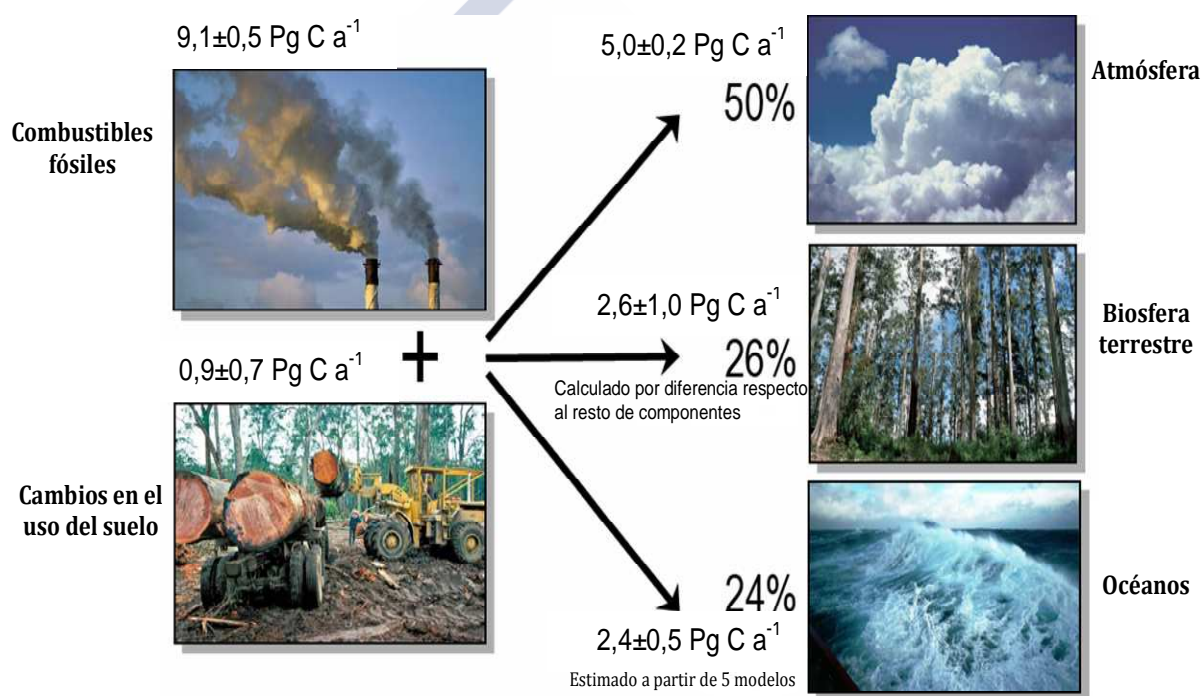


**Figura 2.** Perturbaciones sobre el ciclo global del C. Parte superior: flujos correspondientes a la quema de combustibles fósiles y cambios en el uso del suelo; parte inferior: flujos correspondientes a la biosfera terrestre, océanos y atmósfera, ambos en  $\text{PgC año}^{-1}$  (eje izquierdo). En la parte derecha de la gráfica se resumen los flujos correspondientes al periodo 2000-2010. Fuente: Global Carbon Project, 2011.

Los datos más recientes, referidos solamente al año 2010, no hacen más que constatar la situación arriba señalada. La acumulación de  $\text{CO}_2$  atmosférico durante esta anualidad fue de  $5,0 \pm 0,2 \text{ Pg C}$ , con un total acumulado de  $157,5 \text{ Pg C}$  desde el inicio de las medidas



de alta precisión en 1959 y 237 Pg C desde 1750 (NOAA/ESRL), y que no son compensadas por las disminuciones derivadas de los planes de reforestación de la década de los 90 ni por la reducción en las emisiones de CO<sub>2</sub> consecuencia de la mencionada crisis económica. Las emisiones de CO<sub>2</sub> procedentes de la quema de combustibles fósiles fueron alrededor de un 1,1% mayores cuando sólo se consideró el 2010 (9,1 Pg C a<sup>-1</sup>), mientras que las procedentes de los cambios en el uso del suelo apenas mostraron cambios (Fig. 3).



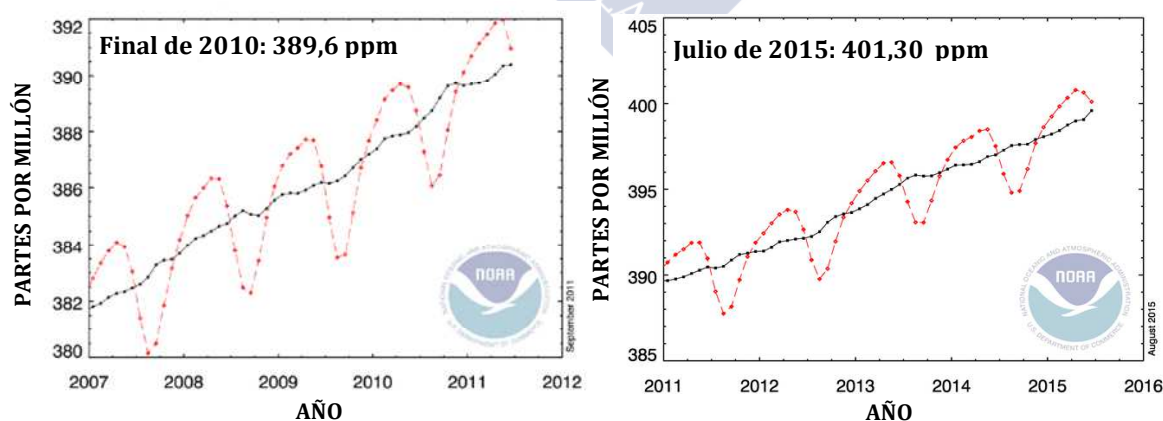
**Figura 3.** Destino de las emisiones antropogénicas de CO<sub>2</sub> durante el año 2010. Fuente: Global Carbon Project, 2011.

El crecimiento anual de la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> fue de  $2,36 \pm 0,09 \text{ ppm}$  en 2010, uno de los mayores datos registrados en las últimas décadas. Los incrementos correspondientes a los años comprendidos entre 2000-2009 fueron de  $1,9 \pm 0,1 \text{ ppm}$  por año,  $1,5 \pm 0,1 \text{ ppm}$  para la década de 1990-1999 y  $1,6 \pm 0,1$  para 1980-1989 (Tabla 1).

**Tabla 1.** a) Crecimiento anual en la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> correspondiente a las cuatro últimas décadas (1970-2010) expresado como el valor medio de cada década y b) correspondiente a la última década (2000-2010) calculado como el valor medio anual. Fuente: Thomas Conway, 2011, NOAA/ESRL.

a)	Incremento de la concentración de anual de CO <sub>2</sub> ppm año <sup>-1</sup> (media de cada década)	b)	Incremento de la concentración de anual de CO <sub>2</sub> ppm año <sup>-1</sup>
Década de estudio		Año de estudio	
1970-1979	1,3	2000	1,22
1980-1989	1,6	2001	1,89
1990-1999	1,5	2002	2,40
<b>2000-2010</b>	<b>1,9</b>	2003	2,20
		2004	1,58
		2005	2,39
		2006	1,83
		2007	2,11
		2008	1,81
		2009	1,63
		<b>2010</b>	<b>2,36</b>

Los datos atmosféricos recogidos al final del 2010 indicaron valores de 389,6 ppm de CO<sub>2</sub>, un 39 % más que la concentración registrada al inicio de la Revolución Industrial (alrededor de 278 ppm en 1750), siendo la mayor concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> observada durante los últimos 800.000 años (Fuente: NOAA/ESRL Carbon Tracker, Enero 2014), con un ritmo de crecimiento de 2 ppm por año durante la primera década del siglo XXI. Los registros más recientes, (Julio de 2015) revelan valores que ya superan los 400 ppm (Fig. 4).



**Figura 4.** Evolución de la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> en ppm (la línea roja representa los valores medios mensuales y la línea negra estos mismos valores después de la corrección estacional) durante los años 2007-2012 (izquierda) y desde el 2011 hasta julio de 2015 (derecha). Fuente: NOAA/ESRL <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>.



Los cambios en la concentración atmosférica del CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> y otros gases de efecto invernadero como resultado del consumo de recursos naturales y la transformación del territorio están afectando al sistema Tierra en al menos dos importantes aspectos. En primer lugar, se puede considerar que, a grandes rasgos, el clima actual está cambiando y que la superficie de la tierra está en promedio está 0,8 °C más caliente que a principios del siglo XX, siendo la primera década del siglo XXI (2000-2010) la más cálida de los 100 años anteriores (Arndt *et al.*, 2010). Las variaciones climáticas han sido frecuentes a lo largo de toda la historia de la Tierra, como las que tuvieron lugar durante el denominado Periodo cálido Medieval (900-1200) o en el periodo frío conocido como Pequeña Edad de Hielo (1550-1850). Tal como ya se ha señalado anteriormente, dichas variaciones también tienen su origen en causas naturales, como pueden ser los distintos ciclos de la actividad solar, las erupciones volcánicas o los cambios en la composición atmosférica de determinados gases de origen natural.

Sin embargo, la tendencia climática actual es considerada como el resultado de una variabilidad climática natural alterada por la emisión de GEIs como consecuencia de las actividades humanas. El efecto evidente de este fenómeno es el aumento de la temperatura del aire y de los océanos, es decir, un llamado *forzamiento climático* de carácter antropogénico que no sólo afecta a la temperatura, sino también al patrón de precipitaciones, ya que de forma simultánea la cantidad, la distribución y la intensidad de las lluvias están igualmente sufriendo diversas modificaciones.

En segundo lugar, parece ampliamente aceptado que el aumento de CO<sub>2</sub> atmosférico tiene efectos sobre los ecosistemas terrestres y acuáticos, de tal forma que tanto la productividad como la biodiversidad de los mismos se ven afectadas. Así mismo, se han señalado cambios en el éxito competitivo de especies invasoras frente a especies autóctonas, además de en la capacidad natural de diversos ecosistemas como sumideros potenciales de C, aspecto que será tratado en el siguiente apartado. En el caso de los sistemas terrestres, se prevé que el cambio global afectará a su fenología (alargamiento del periodo productivo y la estación de crecimiento, adelantamiento de la floración y la fructificación) y a las interacciones entre especies (plantas-

polinizadores o entre plantas-herbívoros), alterando la estructura y la composición de sus comunidades así como la sincronización de los niveles tróficos, pudiéndose producir migraciones altitudinales y extinciones locales de especies. Por ejemplo, en España se ha constatado que la primavera biológica se ha adelantado, mientras que la llegada del invierno se ha visto retrasada, de manera que el periodo vegetativo se ha prolongado unos 5 días por década durante los últimos 50 años (Peñuelas *et al.*, 2004). Aquellos ecosistemas que se encuentran en su límite ecológico o geográfico (formaciones cuyo balance hídrico es cero, ecosistemas dominados por especies relictas de climas pasados, ecosistemas de alta montaña o ciertas formaciones de zonas áridas) son los que se verán más afectados. En el caso de los océanos, el pH de la superficie del agua ya ha descendido más de dos décimas desde que comenzó la revolución industrial (Duarte *et al.*, 2006). Esta acidificación ha puesto en peligro a muchos organismos marinos que llevan a cabo procesos de calcificación, incluyendo corales, crustáceos o plancton, los cuales forman su esqueleto o cocha externa con carbonato cálcico. Todo esto a su vez está estrechamente relacionado con consecuencias económicas significativas para la pesca y la industria turística (Fabry *et al.*, 2008), por lo que puede decirse que el impacto del cambio climático de origen antrópico está extendido a lo largo de todo el globo, afectando a todos los componentes que lo integran y a todos los niveles o sectores: medioambiental, político, económico y social.

Ante este escenario se hace cada vez más evidente la necesidad urgente de implantar medidas globales que reduzcan las emisiones atmosféricas de CO<sub>2</sub> por medio del establecimiento de mecanismos de mitigación o estabilización atmosférica de los GEIs y mediante la búsqueda de adaptaciones sostenibles a los cambios producidos tanto en el ciclo del C como en el sistema climático. El éxito en la aplicación de estas medidas sólo puede ser alcanzado a través de un estudio exhaustivo de los efectos que las actividades antrópicas están teniendo sobre el ciclo del C y su funcionamiento, es decir, analizando en profundidad las relaciones entre el C, el clima y el ser humano con el objeto de mitigar el impacto de este último sobre el sistema Tierra.

## 1.2. EL CARBONO EN LOS ECOSISTEMAS FORESTALES

El C terrestre se distribuye en cinco grandes compartimentos: Atmósfera, Hidrosfera, Biosfera, Edafosfera y Litosfera. El reservorio con mayor representación es el constituido por la Litosfera (con más del 99,9 % en peso del contenido en C), seguido de la Hidrosfera (0,06 %), la Edafosfera (0,005 %), la Atmósfera (0,001 %) y por último la Biosfera (0,0009 %).

En la tabla 2 se recogen las Gt de C correspondientes a cada uno de estos compartimentos. En ella se observa cómo la Litosfera destaca sobre los demás por ser el mayor reservorio de C terrestre, mientras que la Edafosfera contiene una cantidad de C dos veces superior a la que se encuentra en la Atmósfera y la Biosfera juntas, siendo el C terrestre, correspondiente a los suelos y la vegetación, inferior a la décima parte del C almacenado en los océanos.

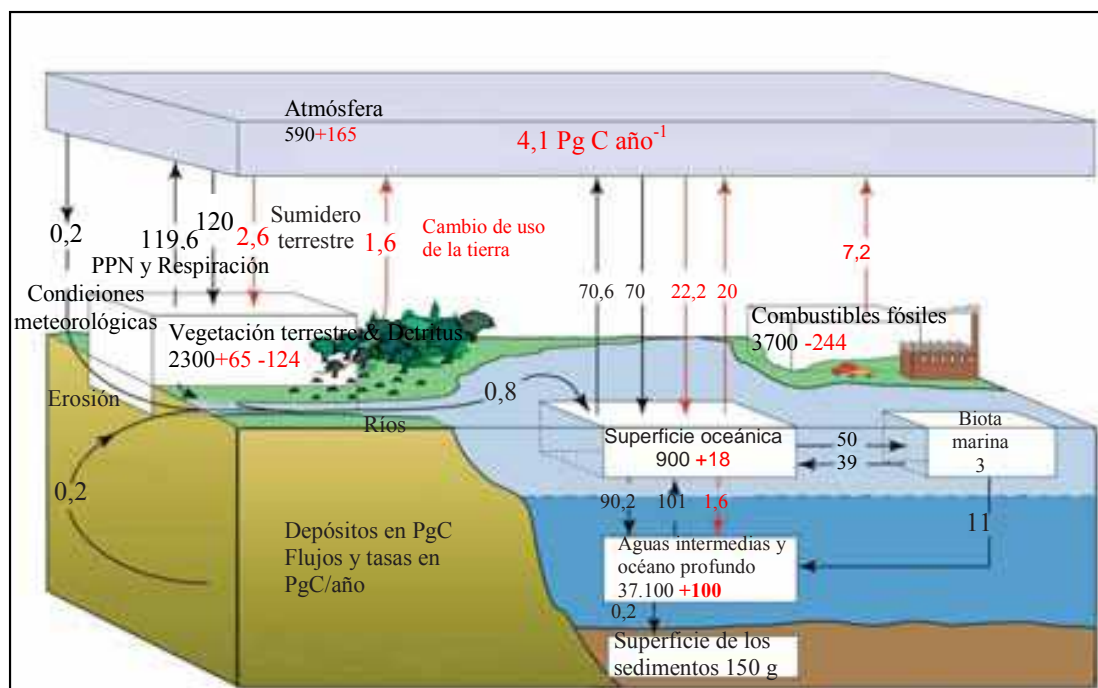
**Tabla 2.** Distribución de C entre los diferentes reservorios mundiales según diferentes autores. Datos en Gt C =  $10^9$  t C. Fuente: Vázquez, 2012.

Reservorio	C inorgánico	C orgánico	C total
Atmósfera	760	-	760
Biosfera	-	560	560
Edafosfera	1.700	1.500	3.200
Hidrosfera	38.000	1.000	39.000
Litosfera	48.000.000	17.000.000	65.000.000

Estos cinco compartimentos no se encuentran aislados unos de otros, si no que están interconectados entre sí mediante flujos de materia y energía. El intercambio de C existente entre los distintos reservorios indicará si éstos se están comportando como *sumideros* o como *fuentes* de este elemento, teniendo en cuenta que cualquier perturbación que se produzca en alguno de ellos puede tener efectos directos sobre los otros. Las denominadas *fuentes de C* aportarán entradas positivas a la atmósfera, mientras que los *sumideros* lo retirarán de la misma.

El ciclo del C forma parte de un sistema complejo que engloba diferentes procesos bioquímicos (fotosíntesis y respiración), físico-químicos (disolución de  $\text{CO}_2$  en el agua), químicos (meteorización de silicatos, disolución y precipitación de carbonatos) y físicos

(erosión, transporte y deposición), con una gran variedad de respuestas y mecanismos de retroalimentación, tal y como se observa en la siguiente figura (Fig. 5) en la que se describe el ciclo global del C, incluyendo los cinco grandes reservorios o compartimentos ya mencionados y los intercambios de este elemento producidos entre cada uno de ellos.



**Figura 5.** Representación del ciclo global del C. Los flujos (flechas) y los reservorios (cajas) están indicados en Pg ( $10^{15}$  g) de C año<sup>-1</sup> y Pg de C, respectivamente. Las flechas y las cifras en negro representan el ciclo natural y las flechas y las cifras en rojo la alteración de los flujos y reservorios por la actividad humana. El incremento atmosférico anual extraído del cuarto informe del IPCC se muestra en rojo. Fuente: IPCC, 2007.

Cada uno de estos reservorios tiene su propio ritmo y un tiempo de respuesta determinado ante diferentes alteraciones, de tal forma que se observan diferentes escalas temporales en función del subsistema considerado. Así, la respuesta a los posibles cambios que se producen en la Biosfera y en la Atmósfera es mucho más rápida que la que tiene lugar en la Hidrosfera o en la Litosfera, con tiempos de residencia medios del C que van desde unas decenas de años en los dos primeros, hasta cientos de millones en los últimos. Considerando las diversas interrelaciones entre los cinco

grandes reservorios de C, los procesos asociados a las denominadas *fuentes naturales* de CO<sub>2</sub> englobarían la liberación de gases volcánicos, la oxidación superficial de la materia orgánica del suelo y de las rocas sedimentarias, la oxidación de plantas contemporáneas (incluyendo tanto los organismos inferiores como las plantas vasculares) y de restos de animales, la disolución de calizas y dolomías en aguas marinas y continentales y las transformaciones de las rocas carbonatadas y materiales orgánicos (Gutiérrez, 2009). A estas fuentes naturales, cuya contribución porcentual a las cantidades globales de CO<sub>2</sub> emitido es mínima (de apenas el 3 %), habría que añadir las *no naturales* comentadas a lo largo de todo este capítulo, es decir, las procedentes de la quema de combustibles fósiles (que incluyen el transporte, los servicios públicos de electricidad, gas o petróleo y la producción industrial) y del cambio de uso del suelo, que comprenden en su conjunto más de 96 % de todas las emisiones de CO<sub>2</sub> (EPA, 2010).

En cuanto a los *sumideros* de CO<sub>2</sub>, término adoptado en la CMNUCC de 1992 y que según la Convención se define como “cualquier proceso, actividad o mecanismo que absorbe o elimina de la atmósfera un GEI, un aerosol o un precursor de un GEI”, se podría decir que existen dos principales sumideros de GEIs: los ecosistemas terrestres y los océanos. Estos sumideros naturales han actuado durante siglos como fijadores-reservorios netos de C, siendo su capacidad de captura de dicho elemento altamente variable de año a año, con rangos de 0,3 a 5,0 Pg C año<sup>-1</sup>, una cantidad sin embargo significativa comparada con las emisiones de la quema de combustibles fósiles de alrededor de 7 Pg C año<sup>-1</sup> (Prentice *et al.*, 2001; Schimel *et al.*, 2001). En valores promedios, el sumidero de C terrestre es responsable de capturar de la atmósfera aproximadamente 1/3 del CO<sub>2</sub> emitido por la quema de combustibles fósiles, presentando el oceánico una magnitud similar (Sabine *et al.*, 2004), desacelerando de este modo el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico.

Teniendo en cuenta que la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> es el resultado del balance global entre las ganancias y las pérdidas que se producen en las transferencias de C entre los diferentes reservorios, y que dicha concentración ha experimentado cambios

significativos como consecuencia del mencionado consumo creciente de recursos naturales y de la transformación del territorio, es de esperar que los procesos que integran el ciclo de C y por tanto el balance entre emisiones y capturas se vea también sustancialmente modificado. De esta forma, los flujos naturales que tienen lugar entre los distintos niveles tróficos se han visto alterados, provocando en algunas ocasiones la conversión de determinados ecosistemas que actuaban como sumideros en fuentes de C, como es el caso de algunos suelos agrícolas debido al uso que se ha venido realizando de los recursos edáficos y bióticos (Macías *et al.*, 2004) y en otras, el descenso en la eficiencia de dichos sumideros (Canadell *et al.*, 2007b), posiblemente como consecuencia de las crecientes emisiones de CO<sub>2</sub> a la atmósfera durante el último siglo. Esta segunda consecuencia se ha constatado tras evaluar la proporción del CO<sub>2</sub> remanente en la atmósfera después de que la vegetación y los océanos hayan fijado una parte importante del mismo. Dicha proporción se ha visto notablemente incrementada durante las últimas décadas y a pesar de que durante este periodo se ha comprobado que la superficie ocupada por los sumideros naturales ha crecido, este crecimiento ha sido mucho menor que el aumento experimentado por las emisiones totales de CO<sub>2</sub> liberadas a la atmósfera. Así, los porcentajes de captura hace 50 años eran del 60 %, es decir, por cada tonelada de CO<sub>2</sub> emitida los sumideros naturales absorbían 600 kg, mientras que en años recientes no superaron el 55 % (en el año 2006 sólo se absorbieron 550 kg por tonelada, GCP, 2003; Canadell *et al.*, 2010), tendencia que se cree va a continuar en el futuro. Si este descenso persiste, la acumulación atmosférica de CO<sub>2</sub> podría ser mucho más rápida, aumentaría la vulnerabilidad y la desestabilización de los sumideros naturales de C y podrían producirse mayores emisiones potenciales de este elemento desde estos sistemas naturales.

Valorando todas estas consideraciones, parece cada vez más evidente la necesidad de cuantificar, evaluar, conservar y potenciar la capacidad de secuestro de C de los sumideros naturales por su implicación en el ciclo global de este elemento y en el clima, más aún cuando el balance entre las emisiones antrópicas de CO<sub>2</sub> y los procesos naturales que lo eliminan de la atmósfera se refleja en la tasa de cambio de esa concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> (Sabine *et al.*, 2004; Canadell *et al.*, 2007a, b). Dichas



acciones, junto con estudios sobre la previsible evolución de esta concentración a largo plazo, podrían ser útiles para determinar la velocidad y magnitud del cambio climático inducido por el ser humano y para encontrar herramientas dirigidas hacia la mitigación y la estabilización de la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> y el clima a distintos niveles (Canadell *et al.*, 2007a). Dentro de las posibles herramientas a utilizar para ayudar a mitigar y estabilizar las concentraciones atmosféricas de GEIs se encuentra la gestión de los ecosistemas forestales, de relativamente más fácil manejo que los océanos, y que se señala como una estrategia eficaz para el secuestro de C en el Protocolo de Kioto. En el artículo 3 de dicho Protocolo se definen aquellas actividades relacionadas con el uso de la tierra, los cambios de uso del suelo y la silvicultura que deben ser consideradas a la hora de llevar a cabo los inventarios de las emisiones de los países firmantes, estableciendo la *obligatoriedad* de cuantificar el balance de C de las actividades de forestación, reforestación y deforestación. Como actividades de cuantificación *voluntaria* se proponen el restablecimiento de la vegetación, la gestión de bosques, la gestión de tierras agrícolas y la gestión de pastizales, entre las que España seleccionó la gestión de bosques y la gestión de tierras agrícolas.

### **1.2.1. RESERVAS DE CARBONO EN LOS ECOSISTEMAS FORESTALES**

Los ecosistemas forestales constituyen el mayor reservorio de C terrestre, estimado en 1.640 Pg C por Sabine *et al* (2004), más del 60 % de la reserva total de C terrestre según Lal (1995) y equivalente a un 220 % del C atmosférico. Ocupando una superficie de 41,70 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup> (27 % la superficie terrestre) con proporciones de 25, 33 y 42 % para los bosques templados, boreales y tropicales respectivamente, los ecosistemas forestales contienen alrededor del 77 % de la biomasa viva. Además, se ha estimado que el 80 % de todo el C que la vegetación y los suelos intercambian con la atmósfera procede de los bosques (Pardos, 2010), siendo éstos capaces de atrapar grandes cantidades de CO<sub>2</sub> (Romanyá *et al.*, 2000) y de actuar, por tanto, como reservas sustanciales de C (Jobágy *et al.*, 2000; Lal, 2005).

Por otro lado, los ecosistemas forestales también pueden convertirse en fuentes de CO<sub>2</sub> cuando sufren ciertas perturbaciones, como una elevada mortandad de individuos o daños ocasionados por agentes bióticos o abióticos tales como plagas y enfermedades, incendios, tormentas, aludes y otros daños (Pregitzer y Euskirchen, 2004) o cuando son sometidos a diferentes manejos forestales (tratamientos de claras, elección de la especie forestal, etc.).

La distribución de C entre los diferentes ecosistemas terrestres y los contenidos presentes tanto en la biomasa como en el suelo de cada uno de ellos aparece indicada en la tabla 3. De acuerdo con los datos reflejados en dicha tabla, los bosques tropicales son los ecosistemas forestales que mayores contenidos de C capturan en su biomasa aérea, con más de 200 Mg C ha<sup>-1</sup>, seguidos de los bosques de zonas templadas y de los bosques boreales, con 90 y 60 Mg C ha<sup>-1</sup>, respectivamente (Bravo *et al.*, 2007).

**Tabla 3.** Superficie ocupada y contenido en C en suelos y vegetación de los diferentes ecosistemas. Fuentes: Pardos, 2010.

Ecosistemas	Superficie (10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup> )	Vegetación (Gt C)	Suelo (Gt C)	Total (Gt C)	Densidad Total (t C ha <sup>-1</sup> )
<b>Bosques templados</b> (EEUU, Europa, China, Australia)	10,38	59,00	100,00	159,00	153,00
<b>Bosques boreales</b> (Rusia, Canadá, Alaska)	13,72	88,00	471,00	559,00	407,00
<b>Bosques tropicales</b> (Asia sin China, África, Sudamérica)	17,55	212,00	216,00	428,00	275,00
<b>Sabanas tropicales</b>	22,50	66,00	264,00	330,00	146,00
<b>Pastizales templados</b>	12,50	9,00	295,00	304,00	243,00
<b>Tundra, pastos alpinos</b>	9,50	6,00	121,00	127,00	134,00
<b>Desiertos/semidesiertos</b>	45,50	8,00	191,00	199,00	164,00
<b>Ciénagas/zonas pantanosas</b>	3,50	15,00	225,00	240,00	686,00
<b>Cultivos</b>	16,00	3,00	128,00	131,00	82,00
<b>Total</b>	<b>151,15</b>	<b>466,00</b>	<b>2.011,00</b>	<b>2.477,00</b>	<b>164,00</b>

Aunque los ecosistemas localizados a latitudes medias presentan en general un menor contenido en C que los bosques tropicales, se ha podido constatar que aquéllos situados

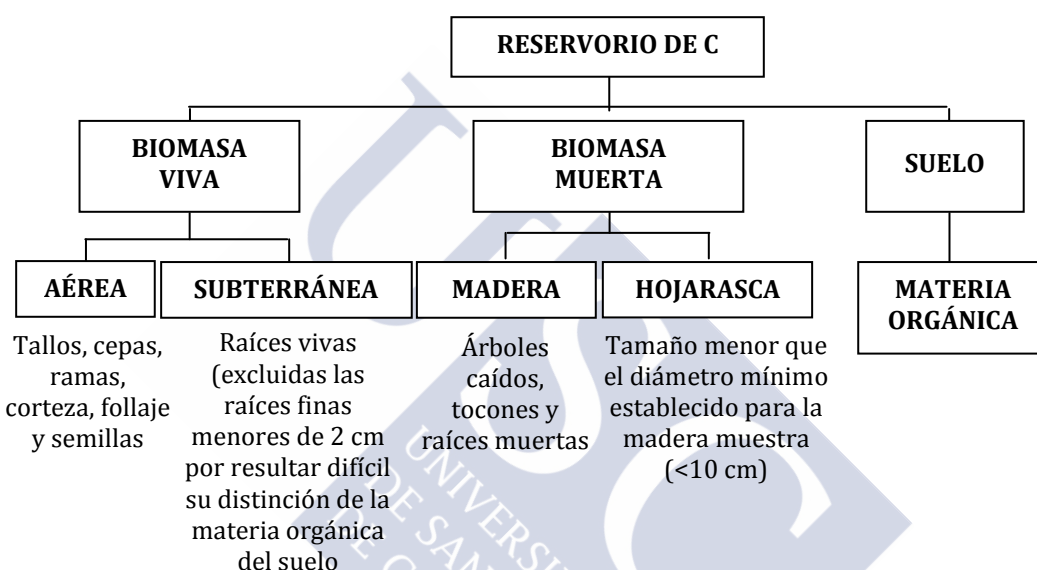


en zonas con abundantes precipitaciones ven incrementada de manera considerable su producción, almacenando elevadas cantidades de C tanto en la vegetación como en los suelos debido a la estrecha dependencia que existe entre la captura de C con la climatología. Éste es el caso de los bosques situados en España a lo largo de la cornisa Atlántica y Cantábrica, donde por ejemplo, las plantaciones de coníferas y eucaliptos, especies ampliamente utilizadas en planes de reforestación en el norte de España, y especialmente en Galicia, acumulan C a un ritmo excepcionalmente elevado, de hasta 117 Mg C ha<sup>-1</sup> (Balboa *et al.*, 2004, 2006a; Merino *et al.*, 2005). Además, en dicha zona, los bosques naturales o seminaturales de caducifolias pueden llegar a acumular mayores cantidades de biomasa, con valores que superan los 200 Mg C ha<sup>-1</sup> (Balboa *et al.*, 2006b; Gallardo y Merino, 2007), que las plantaciones de rápido crecimiento anteriormente citadas y, debido a su menor velocidad de crecimiento y un turno de corta más largo, esta biomasa permanece estable durante mucho más tiempo.

Puede decirse, por tanto, que la importancia de los ecosistemas forestales dentro del ciclo global del C radica no solamente en su alto valor cultural, social y económico, sino también en dos características fundamentales que los hace únicos: su *alta capacidad para eliminar CO<sub>2</sub> atmosférico*, ya que fijan cerca de 3 billones de toneladas de C cada año (3 Pg C año<sup>-1</sup>) a través de su crecimiento neto, absorbiendo el equivalente de alrededor del 30 % de todas las emisiones de CO<sub>2</sub> procedentes de la quema de combustibles fósiles y de la deforestación neta (Canadell *et al.*, 2007a,b), y en su *capacidad potencial de almacenamiento de C* en distintas formas orgánicas más o menos estables, ya que en conjunto acumulan más del doble de la cantidad de C presente en la atmósfera en sus más de 4.000 millones de ha de superficie (Sabine *et al.*, 2004; FAO, 2005).

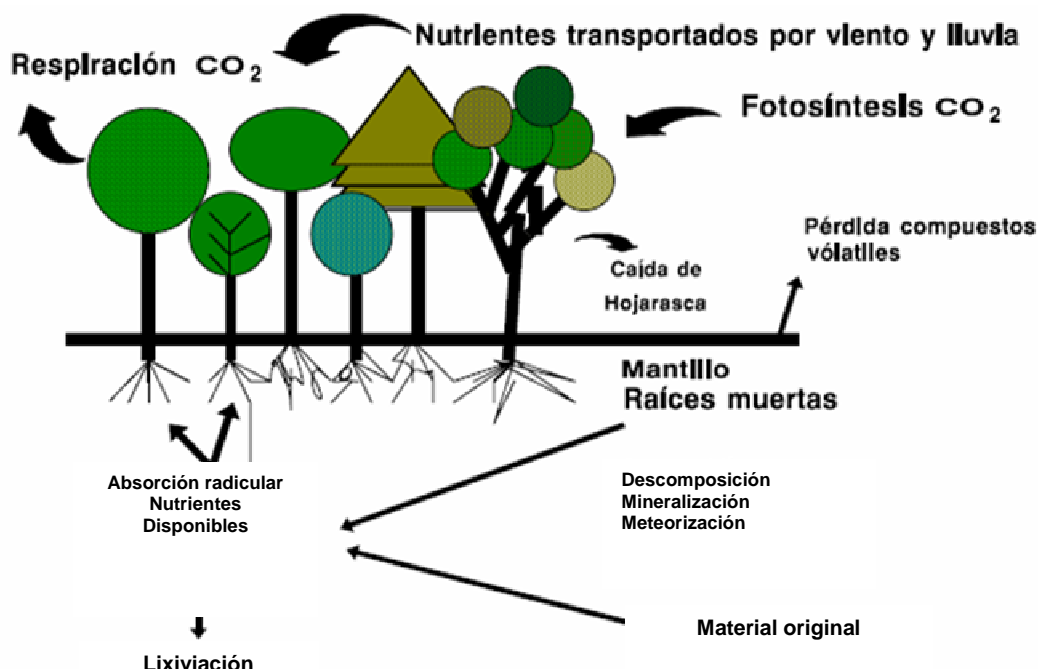
El C fijado por los ecosistemas terrestres se distribuye dinámicamente en cinco sectores o subcompartimentos (Fig. 6), definidos por el IPCC, como (1) biomasa aérea, (2) biomasa subterránea, (3) madera muerta (que incluye la biomasa no viva como árboles caídos, tocones y raíces muertas), (4) mantillo y hojarasca (*litter* o *forest floor* en la

terminología inglesa) y (5) materia orgánica del suelo. La biomasa aérea y la subterránea se engloban dentro de la *biomasa vegetal viva*, mientras que la fracción de la *biomasa muerta* comprende la madera muerta, las ramas y las raíces secas y la hojarasca. El *suelo* es la tercera fracción en importancia, teniendo un peso destacado en el ciclo global de C terrestre.



**Figura 6.** Representación esquemática de los cinco sectores de C presentes en los ecosistemas forestales. Fuente: IPCC, 2006.

El C neto fijado por estos ecosistemas a través de la fotosíntesis está parcialmente equilibrado con la liberación del mismo en forma gaseosa mediante la respiración de las plantas y la descomposición de residuos orgánicos de la biomasa y del C orgánico del suelo, existiendo por tanto un equilibrio dinámico de los flujos de C en los ecosistemas forestales. Si el balance neto de los flujos de C resulta positivo, los ecosistemas terrestres actuarían activamente como sumideros de C; en caso contrario, tendrán la consideración de fuentes de C. Este balance neto depende de muchos factores, entre los que se encuentran como los más importantes las condiciones climáticas, la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>, las características propias de la vegetación, el clima, el tipo de suelo, así como las particularidades de la diferente gestión forestal aplicada (Fig. 7).



**Figura 7.** Esquema de los flujos de C que tienen lugar dentro de un ecosistema terrestre. Fuente: <http://amazoniaforestal.blogspot.com.es/2011/09/influencia-de-los-suelos-en-los-bosques.html>.

Aunque no existe ninguna duda sobre la importancia de los bosques en la regulación del clima, al ser el sistema Tierra altamente complejo, resulta difícil cuantificar con exactitud la contribución potencial de estos reservorios forestales dentro de las políticas de mitigación del cambio global. Aún a día de hoy no se ha alcanzado un grado sustancial de consenso respecto a este tema debido fundamentalmente a la gran diversidad de datos y estudios realizados a lo largo del planeta, existiendo una importante disparidad de resultados, generalmente atribuidos a la falta de precisión o al diferente uso en la terminología empleada, además de a la gran heterogeneidad de los propios ecosistemas forestales. Esta situación queda reflejada en los datos recogidos en tabla 4, donde se muestran algunas de las estimaciones a nivel mundial publicadas por diversos autores sobre los contenidos de C en bosques.

**Tabla 4.** Contenido de C almacenado en los ecosistemas terrestres y bosques del planeta citados en el texto. Fuente: Pardos, 2010.

Biomás	Contenido total de C (Pg C)	Fuente
Ecosistemas terrestres	2.200,00	Dixon, 1994
Ecosistemas terrestres	2.477,00	Watson <i>et al.</i> , 2000
Ecosistemas forestales	1.640,00	Sabine, 2004
Ecosistemas forestales	1.310,00	Waring y Schalesinger, 1985
Ecosistemas forestales	1.342,00	FAO, 2001
Ecosistemas forestales	1.146,00	Watson <i>et al.</i> , 2000

Estas discrepancias apuntarían a la necesidad de intensificar los esfuerzos y potenciar las medidas de cuantificación y evaluación de dichos sumideros y/o fuentes con el fin de obtener datos reales, repetitivos y precisos que puedan ser comprables a todas las escalas.

### 1.2.2. EL PAPEL DEL SUELO EN EL CICLO DEL CARBONO

Para una correcta valoración del balance real entre secuestro y liberación de C en los ecosistemas terrestres, además de la vegetación ha de tenerse en cuenta el importante papel de los suelos dentro del ciclo global del C. De los cinco compartimentos citados en los que se distribuye el C (Litosfera, Hidrosfera, Atmósfera, Biosfera, Edafosfera), el suelo es el que presenta una mayor influencia sobre el funcionamiento de dicho ciclo por varias razones, que en relación al cambio global, podrían resumirse fundamentalmente en tres:

- Su alta capacidad para secuestrar y almacenar C de manera estable, varias veces superior a la de la atmósfera y la biosfera.
- El elevado tiempo de residencia del C almacenado en los suelos en sus diferentes formas (siglos e incluso milenios en las fracciones más recalcitrantes).
- Su destacada contribución a la concentración atmosférica de GEIs como consecuencia de los intercambios gaseosos (CO<sub>2</sub>, etc.) con la atmósfera, pasando cada año por los suelos alrededor de la décima parte del C contenido en el compartimento atmosférico (Oades, 1989). Las velocidades de estos intercambios pueden verse

modificadas por determinadas situaciones, principalmente por aquellas actividades relacionadas con los diferentes usos del suelo, como la retirada o incorporación de materiales orgánicos residuales, clareos, deforestación, etc. (Macías *et al.*, 2004).

Gallardo y Merino (2007) señalan que aproximadamente el 50 % del C total presente en los ecosistemas terrestres se encuentra en los suelos y en la biomasa de los ecosistemas forestales, mientras que en las praderas y los sistemas agrícolas se acumulan el 33 y el 17 % del C de los ecosistemas terrestres, respectivamente. Considerados como sumideros potenciales de C (Perrochoud *et al.*, 1999; Halliday *et al.*, 2003), los suelos constituyen uno de los mayores reservorios de este elemento dentro de los ecosistemas forestales, conteniendo unos 1500-1600 Pg C en forma de materia orgánica edáfica (FAO, 2002), lo cual es de 2 a 3 veces más que el C contenido en la atmósfera y la biosfera terrestre juntos.

En las regiones biogeográficas situadas en latitudes medias, dada la alta proporción existente de superficie de tierra frente a mares y océanos, la mayor parte de los ecosistemas forestales actúan como sumideros de C, acumulando la vegetación y mayoritariamente la materia orgánica del suelo grandes cantidades de este elemento (Pardos, 2010). En un estudio llevado a cabo por el IPCC (2001) durante 1980-1996 sobre la distribución latitudinal de las diferentes fuentes y sumideros de C mundiales se llegó a constatar este hecho, ya que dicho estudio reveló que la absorción de CO<sub>2</sub> tenía lugar fundamentalmente en latitudes mayores de 30° N y en los trópicos (entre 30° N y 30° S), mientras que en latitudes inferiores a 30° S, la absorción de este gas era prácticamente nula. No obstante, aunque la mayoría del C presente en los ecosistemas forestales se localiza en los bosques tropicales (62 % según Brown *et al.*, 1996), los cuales se caracterizan por su abundante biomasa vegetal y su elevada producción, debido a las altas tasas de mineralización que presentan (alrededor de 6 meses de acuerdo con Gallardo y Merino, 2007) contienen cantidades de C edáfico muy inferiores a las cuantificadas en los suelos pertenecientes a bosques de latitudes medias. De esta forma, los suelos de los bosques boreales son los que presentan mayores contenidos de C (hasta un 54 % del C presente en los ecosistemas forestales según Brown *et al.*, 1996),

alcanzando los 150 Mg C ha<sup>-1</sup>, seguidos por los bosques templados, con valores cercanos a 90 Mg C ha<sup>-1</sup> hasta valores inferiores a los 60 Mg C ha<sup>-1</sup> en las sabanas y a los 15 Mg C ha<sup>-1</sup> en los bosques tropicales (Gallardo y Merino, 2007).

En cuanto a las formas en las que el C se encuentra en el suelo, existen una gran variedad de las mismas, con marcadas diferencias en cuanto a su labilidad, y cuya variabilidad en relación a su abundancia va a depender fundamentalmente del tipo de clima y del sustrato litológico. Atendiendo a su composición química pueden dividirse inicialmente en dos grandes grupos: *formas orgánicas (F.O.)* y *formas inorgánicas (F.I.)*. Las primeras proceden del C previamente almacenado en la biota y se encuentran o bien en forma de residuos orgánicos poco alterados de vegetales, animales y microorganismos o bien en forma de humus y compuestos altamente condensados (Jackson, 1964), alcanzando alrededor de 1.500 Pg C en el primer metro de suelo (FAO, 2001). Por otra parte, el C inorgánico presente en los suelos se ha estimado en torno a los 1.700 Pg C (FAO, 2001; Swift, 2001), por lo que supera en cantidad al C orgánico, aunque a diferencia de éste, es menos activo. Las formas inorgánicas se dividen a su vez en dos tipos: *F.I. sólidas*, originadas por la carbonatación del calcio liberado en los procesos de alteración mineral por el CO<sub>2</sub> atmosférico, y *F.I. solubles*, formadas por el CO<sub>2</sub> disuelto e iones derivados. Además deben considerarse las formas gaseosas como CO<sub>2</sub>, CO o CH<sub>4</sub> presentes en la atmósfera del suelo (Macías *et al.*, 2004).

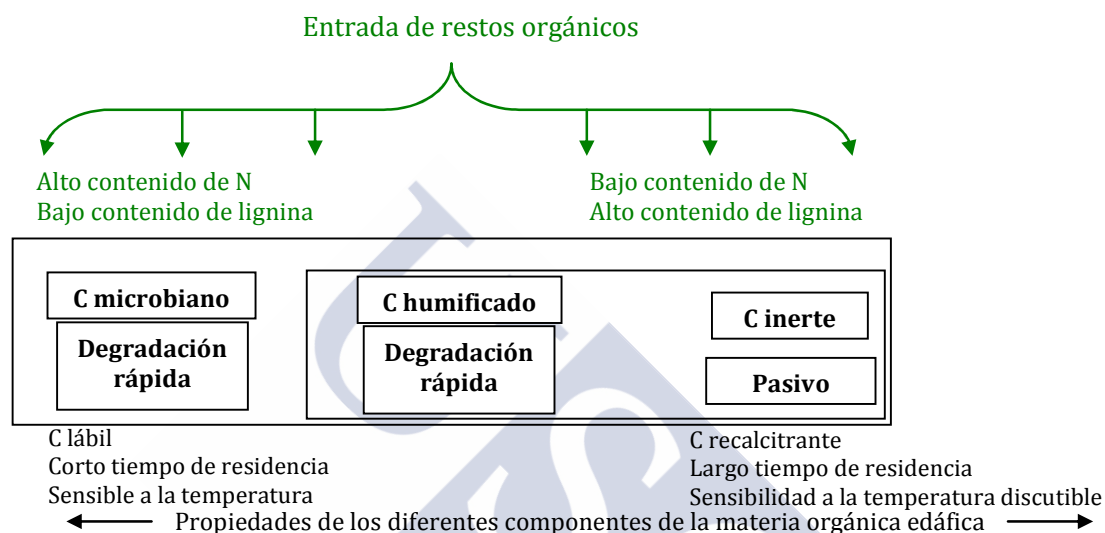
El C orgánico del suelo constituye el principal elemento que forma parte de la materia orgánica edáfica, de ahí que comúnmente ambos términos sean considerados equivalentes y se hable indistintamente de uno u otro. La materia orgánica del suelo se define como el conjunto de residuos orgánicos de origen animal y/o vegetal, en diferentes estados de descomposición y que se acumulan tanto en la superficie como dentro del perfil del suelo (Rosell, 1999). Al mismo tiempo incluye una fracción viva, la biota, que participa en la descomposición y transformación de los residuos orgánicos (Aguilera, 2000). La materia orgánica edáfica presenta distintas formas y niveles de organización, constituyendo una mezcla heterogénea de componentes de diferente origen en proporciones y estados evolutivos variables. Si se descartan las poblaciones

microbianas del suelo, se distinguen tres formas principales dentro de la materia orgánica: (i) los restos vegetales y animales en fase de descomposición (1-10 %), en forma libre en el suelo o débilmente asociados a la fracción mineral mediante enlaces débiles de naturaleza predominantemente física; (ii) las sustancias no húmicas (10-40 %), que son componentes orgánicos clasificables en categorías bioquímicas conocidas como polisacáridos, ligninas, lípidos, proteínas, resinas, pigmentos, etc., en su mayoría de origen vegetal y una pequeña parte como producto de síntesis de la comunidad microbiana; y (iii) las sustancias húmicas (40-60 %), que constituyen el principal reservorio de C en los suelos (González, 2011). Ya que la capacidad para la retención de C en el suelo durante largos periodos de tiempo va a venir determinada fundamentalmente por las características intrínsecas de la propia materia orgánica, el estudio sobre su composición, su grado de estabilidad, tiempos de residencia y nivel de alteración que presenta serán cuestiones esenciales si se pretende conocer el futuro del C edáfico así como evaluar correctamente los flujos de este elemento entre los distintos reservorios terrestres.

Los estudios sobre la dinámica de mineralización del C (Fernández *et al.*, 2006a) han puesto de manifiesto la existencia de dos fracciones de diferente labilidad que se descomponen simultáneamente pero con distintas velocidades de mineralización y por tanto, con distintos tiempos de permanencia en el suelo, pudiendo existir, según algunos autores, una tercera fracción con características intermedias entre las dos anteriormente citadas (Fig. 8). La fracción más lábil, con un corto tiempo de vida media, se mineraliza más rápidamente, mientras que la fracción más estable, considerada recalcitrante y significativamente más abundante, puede llegar a alcanzar de media tiempos de permanencia en el suelo de cientos a miles de años por su menor velocidad de descomposición. La fracción intermedia compartiría las características de las dos anteriores, situándose más próxima en cuanto a su composición y su nivel de degradación a la fracción considerada como recalcitrante. La composición, labilidad y accesibilidad a dichas fracciones por parte de la microbiota edáfica serán puntos clave a



la hora de determinar la capacidad de almacenamiento de C en los suelos forestales, viéndose afectadas dichas características de diferente forma por los factores, tanto de origen natural como antrópico, que operan en el ecosistema.

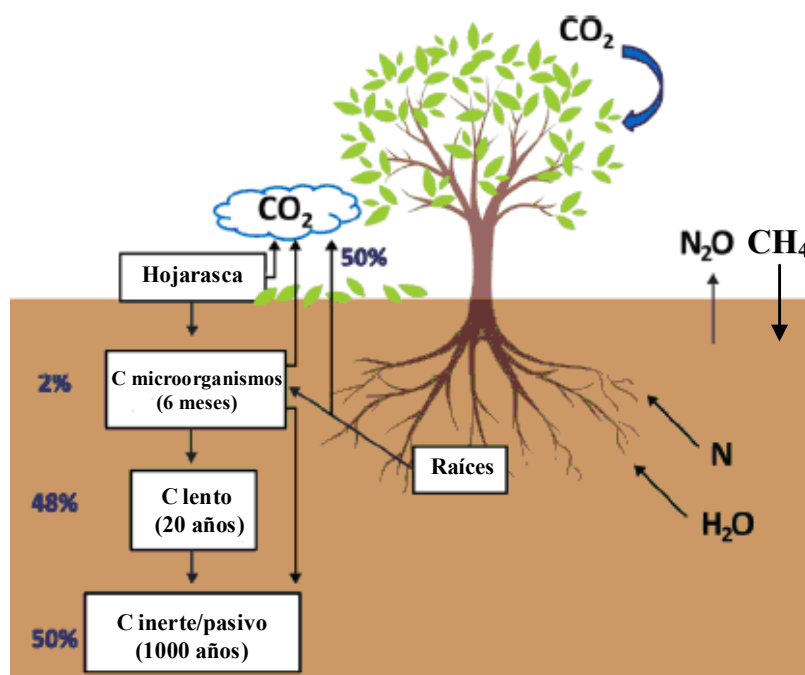


**Figura 8.** Diagrama de las diferentes fracciones que constituyen la materia orgánica edáfica y algunas características que las definen. Fuente: Davidson y Janssens, 2006.

La incorporación y fijación de C a la edafosfera puede producirse de varias formas, tal y como se observa en la representación de la figura 9. Respecto a las formas inorgánicas, se sabe que el suelo puede contener grandes cantidades de carbonatos, lo que le permite fijar el  $\text{CO}_2$  procedente de la respiración radicular en forma sólida dando lugar a  $\text{FeCO}_3$ ,  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{MgCO}_3$  o  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ . También se produce una incorporación de este gas al medio edáfico como consecuencia de la alteración de los minerales lábiles existentes en el suelo, tales como la calcita, las plagioclasas o los minerales ferromagnesianos, dando lugar, en la mayor parte de los casos, a iones  $\text{HCO}_3^-$  que van a formar parte de la disolución del suelo. Así mismo, la vegetación capta el  $\text{CO}_2$  de la atmósfera y, a través de procesos fotosintéticos, lo metaboliza y almacena en sus tejidos en forma de compuestos carbonados. Por último, aunque en menor grado, la entrada del C al medio edáfico puede producirse por la oxidación de  $\text{CH}_4$  atmosférico por parte de microorganismos edáficos en condiciones aeróbicas (Macías *et al.*, 2004). Por otro lado,



la entrada de C orgánico en el medio edáfico tiene su principal origen en la incorporación y descomposición de restos vegetales y/o animales, los cuales experimentan, junto con la materia orgánica ya humificada, una serie de transformaciones que dan lugar a la fijación y almacenamiento en el suelo de componentes orgánicos más o menos estabilizados y con tiempos de permanencia y labilidad variables.



**Figura 9.** Diferentes fracciones o reservorios de C dentro del compartimento edáfico, flujos que tienen lugar entre ellos y tiempos medios de permanencia en el suelo. Fuente: Stockman *et al.* (2013).

Los flujos de C en el medio edáfico vienen determinados por el balance entre las entradas y salidas de C del ecosistema, debiéndose las entradas principalmente a la caída de la hoja y la rizodeposición. Las salidas de C del ecosistema tienen en cambio su origen en los procesos de descomposición de la materia orgánica y en la respiración tanto de raíces (autótrofa) como de micro y macro-organismos edáficos (heterótrofa) en forma de CO<sub>2</sub> junto con los flujos de otros gases, tales como el CH<sub>4</sub> (Rustad *et al.*, 2000; Jandl *et al.*, 2007) y con los procesos de lixiviación de compuestos de C disueltos o particulados (Davidson y Janssen, 2006).

### **1.2.3. FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LA CAPACIDAD DE SECUESTRO DE CARBONO EN LOS SUELOS FORESTALES**

Los distintos compartimentos edáficos de C, y por tanto la capacidad potencial para el secuestro de C en los suelos, pueden verse modificados por diversos factores, entre los que se encuentran como los más influyentes los (i) *factores bióticos*, como son el tipo de vegetación (Binkley y Giardina, 1998; Quideau *et al.*, 2001; Vesterdal *et al.*, 2008), que controlaría la cantidad, calidad y distribución de la hojarasca que llega al suelo, junto con la comunidad microbiana asociada que descompondría dichos aportes (Ekschmitt *et al.*, 2008; Mueller, *et al.*, 2012) y los (ii) *factores abióticos*, entre los que se engloban la climatología, la topografía y el sustrato litológico o el tipo de suelo (contenido en arcillas, textura, agregación, humedad, pH, salinidad, capacidad de intercambio catiónico, estatus de nutrientes, mineralogía, etc.) (Callesen *et al.*, 2003; Homann *et al.*, 2007; Díaz-Pinés *et al.*, 2011). Todos ellos pueden verse afectados directa o indirectamente por las diversas prácticas forestales que suelen llevarse a cabo en los diferentes ecosistemas forestales, como pueden ser la elección de la especie arbórea seleccionada, la deforestación, la aforestación, etc. (Lal, 2005), y a las que habría que añadir los efectos de las posibles perturbaciones que tengan lugar en ellos, como los incendios naturales, las sequías, las plagas o las enfermedades. Estos factores van a modificar de alguna forma el equilibrio natural de entradas y salidas de C en el suelo, en función de las cuales éste actuará atrapando o liberando CO<sub>2</sub>.

#### **1.2.3.1. Material de partida**

Ya que la formación y características de un suelo vienen determinados en parte por el tipo de roca sobre el que se desarrolla, parece obvio que el sustrato litológico influya de manera significativa, entre otros aspectos, sobre las características de la materia orgánica edáfica. De esta forma, cada material de partida, según su composición, tipo y grado de alteración, influirá de manera diferente sobre los procesos relacionados con el aporte, la mineralización y la estabilización de la materia orgánica edáfica como consecuencia de la vegetación y la fauna de dicho suelo. Por ejemplo, se ha constatado que los suelos desarrollados sobre rocas básicas, como gabros, anfíbolitas y granulitas,

son los que presentan mayores contenidos de C, seguidos por los desarrollados sobre roca granítica y rocas metamórficas, respectivamente (Estévez *et al.*, 2000; Leirós *et al.*, 2000; Díez-Lázaro *et al.*, 2002; Macías *et al.*, 2004 o Balboa *et al.*, 2006b), lo que sugiere una cierta relación entre la presencia de distintos minerales y la riqueza del suelo en materia orgánica.

Así, la composición química y mineralógica de cada uno de los diferentes sustratos litológicos va a condicionar en gran medida el contenido y la labilidad de la materia orgánica edáfica a través del aporte de nutrientes al medio edáfico procedentes fundamentalmente de los procesos de alteración de la roca. Los iones liberados al suelo pueden asociarse a la materia orgánica edáfica mediante la formación de coloides para promover, en mayor o menor extensión, su floculación e inmovilización junto con la consiguiente estabilización de la misma (Macías *et al.*, 2004). De esta forma, la movilidad y la disponibilidad de dichos nutrientes serán claves para el desarrollo y la actividad de la biota edáfica. Por otro lado, el material de partida y su nivel de alteración condicionan otras muchas de las propiedades edáficas, como son la estructura del suelo, su cohesión y porosidad, el tamaño y el tipo partículas, la estabilidad de los agregados, la capacidad de retención de agua y de iones cambiables, o el pH, entre otras, por lo que el tipo de sustrato litológico así como su nivel de alteración van a influir de manera decisiva sobre la materia orgánica del suelo y por tanto sobre la fertilidad del suelo (Macías *et al.*, 2004).

#### **1.2.3.2. Condiciones climáticas: temperatura y humedad**

La liberación de CO<sub>2</sub> desde el medio edáfico hacia la atmósfera, con una contribución estimada del orden del 60-70 % del total de la respiración del ecosistema forestal (Malhi *et al.*, 1999; Steinmann *et al.*, 2004), atribuida casi exclusivamente a la respiración radicular y a la descomposición microbiana de la materia orgánica (Davidson y Janssen, 2006), se contrapone con la fijación fotosintética del C que tiene lugar en el ecosistema, resultando la diferencia entre ellos un secuestro de C (Granier, 2000) que puede ser de signo positivo o negativo. Al implicar las reacciones químicas y bioquímicas que tienen lugar en la edafosfera procesos que además de estar sujetos a

posibles limitaciones de carácter hídrico dependen estrechamente de la temperatura, bajo un escenario de calentamiento global el equilibrio entre la liberación y la fijación de CO<sub>2</sub> en el suelo podría verse modificado de forma significativa como consecuencia de la previsible aceleración tanto de la producción primaria neta como de la descomposición de la materia orgánica edáfica (Jandl *et al.*, 2007). En el caso de los suelos forestales, cuya respuesta ante las variaciones climáticas y los cambios en el uso del suelo es más fuerte que en otros tipos de suelos bajo otras formaciones vegetales (Schimel, 1995; Valentini *et al.*, 2000; Rustad *et al.*, 2001), la aceleración de dichos procesos podría ser incluso mayor, viéndose además potenciada por la influencia que los elevados valores de los últimos decenios en la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> tiene sobre este tipo de ecosistemas. Todo ello podría favorecer la pérdida de eficiencia del compartimento edáfico como sumidero estable de C.

No obstante, a pesar de la ya ampliamente reconocida influencia de la temperatura sobre los procesos de descomposición de la materia orgánica, la relación directa entre ambos parámetros aún no está completamente resuelta. De esta forma, se han encontrado diversos resultados, procedentes tanto de modelos empíricos como teóricos, como las simulaciones sobre la dinámica de la materia orgánica realizados por Kirschbaum, 2004 o Eliasson *et al.*, 2005, las incubaciones de suelos en laboratorio llevados a cabo por Townsend *et al.*, 1997, Cabaneiro *et al.* 2008 o Fernández *et al.*, 2010a, o las medidas directas, que intentan explicar las diferentes respuestas observadas por parte de la materia orgánica ante aumentos de temperatura. Todos ellos comparten como punto inicial de discusión la hipótesis de que la materia orgánica más antigua del suelo es más o menos sensible a los cambios de temperatura en comparación con la materia orgánica reciente.

Aunque algunas teorías cinéticas pronostican un mayor o menor aumento de la sensibilidad térmica de los procesos de descomposición a medida que se incrementa la complejidad química del sustrato, característica que presenta la materia orgánica más antigua y por tanto, con un mayor grado de transformación (Bosatta y Ågren, 1999; Bol *et al.*, 2003; Waldrop y Firestone, 2004; Biasi *et al.*, 2005; Leifel y Fuhrer, 2005; Knorr *et*

*al.*, 2005; Rey y Jarvis, 2006; Curiel-Yuste *et al.*, 2007; Karhu *et al.*, 2010; Conant *et al.*, 2011), otros estudios muestran resultados contrarios (Kirschbaum, 1995; Liski *et al.*, 1999; Giardina y Ryan, 2000; Fang *et al.*, 2005; Fierer *et al.*, 2005; Reichstein *et al.*, 2005; Rey *et al.*, 2005; Plante *et al.*, 2010), lo que hace que actualmente exista un gran interés por dilucidar este aspecto (Rey y Jarvis, 2006; Curiel Yuste *et al.*, 2007). Esta disparidad en cuanto a las teorías propuestas se corresponde con la alta heterogeneidad que presenta la materia orgánica en cuanto a su composición y labilidad, y que ya ha sido señalada en párrafos anteriores.

Las divergencias en cuanto al efecto que los cambios de temperatura ejercen sobre la descomposición de la materia orgánica tienen su origen fundamentalmente en la estructura y composición de la materia orgánica más recalcitrante. Ya se ha comentado que la materia orgánica del suelo está constituida fundamentalmente por fracciones orgánicas de diferente composición, labilidad y velocidad de degradación. Diversos estudios indican que la fracción más rápidamente degradable es la que menor representación en porcentaje total de C tiene en los suelos. Por ejemplo, en el caso de Galicia, el contenido en C lábil de los suelos forestales bajo bosques de especies caducifolias y asentados sobre rocas ácidas no alcanzan el 2 % del C total del suelo, mientras que el 98 % restante corresponde a la fracción más estable de la materia orgánica. Esta última fracción está a su vez formada por una mezcla de componentes de diferentes características. Por un lado, en ella pueden encontrarse una serie de compuestos relativamente más simples, con largos tiempos medios de residencia y asociados a mecanismos de protección física y química contra su descomposición, y por otro, componentes más complejos, con una baja reactividad inherente y que requieren altas energías de reactivación para su descomposición (Davidson y Janssens, 2006). Esta última complejidad, junto con los efectos a corto, medio y largo plazo del calentamiento global sobre las diferentes latitudes geográficas, hacen difícil a día de hoy estimar las consecuencias que el cambio global tendrá sobre las reservas totales de C en los suelos. Lo que sí parece altamente probable es que los procesos de descomposición de la materia orgánica se van a ver de alguna forma acelerados por el aumento de

temperatura, dependiendo la magnitud de esta respuesta de diferentes factores. Los aspectos señalados como más importantes serían las características intrínsecas de la propia materia orgánica, los patrones geográficos del clima (que podría modificar el régimen hídrico edáfico y provocar déficits de agua en los suelos (Carlyle y Batha, 1988; Kutsch y Kappen, 1997; Reichstein *et al.*, 2002) y el tipo de suelo. Por ello resulta imprescindible una correcta valoración de los factores arriba citados así como de los efectos que cualquier alteración producida en alguno de ellos pueda tener sobre el ciclo del C y por tanto sobre un sumidero de C terrestre tan importante como el suelo. Por otro lado, también hay que considerar que el aumento generalizado de la temperatura puede originar, directa o indirectamente, otras perturbaciones en los ecosistemas, como pueden ser el aumento del riesgo de incendios o la mayor incidencia de plagas y enfermedades, entre otros, por lo que el estudio del efecto de la temperatura sobre la capacidad de secuestro de C en los suelos forestales debe englobar el ecosistema forestal en su conjunto.

Otra variable con una fuerte influencia sobre los procesos de descomposición de la materia orgánica edáfica, por su estrecha relación con la actividad de los microorganismos del suelo y con la difusión de nutrientes en el espacio poroso de éste (Harris, 1981; Robertson *et al.*, 1997; Guntiñas, 2009) es la humedad o contenido de agua en el suelo. El déficit o el exceso de esta sustancia en el medio edáfico va a condicionar la actividad metabólica de la edafo-fauna, de tal manera que ésta disminuye o se detiene prácticamente cuando el contenido de agua en el suelo se sitúa por debajo de un determinado límite (Howard y Howard, 1993; Davidson *et al.*, 1998; Curiel-Yuste *et al.*, 2003) o cuando se da un exceso de la misma, provocando en este último caso la sustitución de las poblaciones aeróbicas por poblaciones anaeróbicas, así como limitaciones en la difusión de oxígeno en el suelo (Skopt *et al.*, 1990; Rodrigo *et al.*, 1997). La estrecha relación que existe entre el agua del suelo y los procesos microbianos es compleja debido a que los diferentes mecanismos físicos que tienen lugar en el medio edáfico, tales como el movimiento de agua o la difusión de gases y solutos, van a verse afectados de manera significativa por las características intrínsecas de los suelos. Por otro lado, la interdependencia que existe entre la presencia de

humedad en el suelo con otros factores que afectan a la respiración edáfica, como la capacidad de campo (Carlyle y Than 1988; Howard y Howard 1993; Keith *et al.*, 1997; Epron *et al.*, 1999; Reichstein *et al.*, 2002), el contenido y la calidad de la materia orgánica (Taylor *et al.*, 1989), la biomasa microbiana, la densidad de raíces, la acidez y textura del suelo, la productividad del ecosistema (Raich y Schlesinger 1992; Raich y Potter, 1995) o los cambios en la población de los organismos descomponedores (Rey *et al.*, 2005), hacen que resulte complejo determinar los efectos directos de la presencia de agua en el suelo y la respuesta de la actividad microbiana. Por ello, se han utilizado gran cantidad de modelos y ecuaciones de diversa índole (lineal, logarítmica, cuadrática y parabólica) para intentar explicar dicha la relación entre ambos parámetros (Orchard y Cook, 1983; Schlenter y van Cleve, 1985; Doran *et al.*, 1991; Oberbauer *et al.*, 1992; Hanson *et al.*, 1993, Howard y Howard, 1993), sin llegar sin embargo a día de hoy a resultados concluyentes, bien por las distintas aproximaciones experimentales o bien porque en ellos la humedad del suelo se expresa de manera diferente, haciendo prácticamente imposible su comparación directa. Por otra parte, se ha observado que ante importantes carencias de agua en el suelo, tanto la cantidad total como la distribución de las precipitaciones a lo largo del año podrían ser factores determinantes en el control de la respiración edáfica (Borken *et al.*, 1999; Lee *et al.*, 2002; Rey *et al.*, 2002), incluso en ecosistemas templados donde esta precipitación se distribuye más o menos regularmente durante todo el año (Borken *et al.*, 1999; Longdoz *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2002). Los resultados extraídos de diversos trabajos relacionados con esta hipótesis ponen de manifiesto que, junto con la temperatura y la humedad edáfica, el patrón temporal de precipitaciones juega un papel clave en la cantidad de C total liberado por los suelos, incluso en zonas de clima templado (Curiel Yuste *et al.*, 2003), por lo que su influencia debería tenerse en cuenta a la hora de explicar las variaciones en la liberación edáfica de CO<sub>2</sub> a la atmósfera.

De este modo, cualquier variación de importancia y sostenida en el tiempo en alguno de estos parámetros (temperatura y humedad), especialmente los cambios derivados del calentamiento global, puede afectar significativamente al ciclo del C ya que conllevan la modificación tanto del régimen de temperaturas como de la distribución de las



precipitaciones a nivel macroespacial, repercutiendo por tanto en el régimen térmico e hídrico de muchos suelos así como en las características y en la dinámica de su materia orgánica edáfica y consecuentemente en los tiempos de permanencia de los distintos compuestos carbonados en la Edafosfera.

#### **1.2.3.3. Tipo de especie arbórea**

Respecto a la influencia del tipo de especie forestal sobre el compartimento edáfico, han sido muchos los estudios que han aportado información sobre el efecto de la composición de la masa arbórea sobre los ciclos biogeoquímicos y las interacciones que tienen lugar en el suelo (Binkley, 1995; Binkley y Giardina, 1998; Finzi *et al.*, 1998a,b; Priha y Smolander, 1999; Augusto *et al.*, 2002; Menyailo *et al.*, 2002a,b; Dijkstra y Fitzhugh, 2003; Hagen-Thorn *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 2005; Moukoudi *et al.*, 2006; Hobbie *et al.*, 2007; Vesterdal *et al.*, 2008; Mareschal *et al.*, 2010; Mueller *et al.*, 2012; entre otros). No obstante, no se ha logrado alcanzar una idea clara y generalizada de la extensión que dichos efectos tienen sobre el suelo en las diferentes zonas y ecosistemas (Augusto *et al.*, 2002; Binkley y Menyailo, 2005; Jandl *et al.*, 2007). Este hecho puede ser debido, entre otros factores, a la alta variabilidad y a la heterogeneidad que presentan los ecosistemas forestales actuales y al cambio que se está produciendo en la naturaleza de las especies dominantes de muchos de éstos ecosistemas con consecuencias inciertas para los ciclos biogeoquímicos que tienen lugar en ellos (Ellison *et al.*, 2005; Campbell *et al.*, 2009; Mueller *et al.*, 2012). Otra de las posibles causas de la falta de consenso puede ser la dificultad o la inviabilidad que conlleva reproducir en el laboratorio los procesos que tienen lugar en el suelo; esta dificultad se debe, por un lado, a que estos procesos requieren de largos periodos de tiempo, desde décadas a milenios (Parton *et al.*, 1988; Trumbore, 2000; Hobbie *et al.*, 2007), y por otro, a que la mayor parte de la materia orgánica edáfica procedente de los aportes vegetales ha sufrido transformaciones por parte de los microorganismos y ha reaccionado con los minerales del suelo de diferentes formas (Stevenson, 1994), algo difícilmente cuantificable, evaluable o reproducible en el laboratorio.



A pesar de estas discordancias, lo que sí está ampliamente aceptado es que el efecto de la especie arbórea sobre el suelo se debe fundamentalmente a que ésta determina en gran medida las condiciones biológicas, químicas y físicas del mismo (Muy y Lust, 1992; Binkley y Giardina, 1998; Priha *et al.*, 1998,1999; Priha y Smolander, 1999; Augusto *et al.*, 2002; Brüggemann *et al.*, 2005). De esta forma, el tipo de especie forestal influye sobre el ciclo de nutrientes edáfico de manera *directa*, por medio de la entrada de hojarasca (Turner *et al.*, 1993; Prescott, 2002) y por las pérdidas resultantes de los procesos de lavado y lixiviación del suelo (Lovett *et al.*, 2002; Compton *et al.*, 2003), e *indirectamente*, mediante la (i) alteración del microclima y el régimen de perturbaciones (Chapin *et al.*, 2002), (ii) la precipitación química (Edmonds *et al.*, 1991), fundamentalmente de iones de origen antropogénico liberados a la atmósfera y que son lavados por la lluvia e incorporados a los ecosistemas forestales, como sulfatos, nitratos, amonio e hidrógeno (Lin *et al.*, 1999; Krupa, 2002), con un elevado potencial acidificante y (iii) por medio de los aportes de biomasa al suelo y de la actividad de las comunidades vegetales y animales asociadas (Bauhus *et al.*, 1998; Priha y Smolander, 1999; Côté *et al.*, 2000; Priha *et al.*, 2001; Smolander y Kitunen, 2002), afectando tanto al ciclo biogeoquímico del C edáfico (Menyailo *et al.*, 2002a,b; Vesterdal *et al.*, 2008) como a los flujos que tienen lugar entre los diferentes reservorios de C.

Los trabajos que estudian la influencia de la especie arbórea sobre el ciclo de nutrientes del suelo son muy comunes y están ampliamente extendidos. Entre ellos se pueden destacar los que ponen de manifiesto la relación entre el contenido de determinados cationes básicos y el pH del suelo con diferentes tipos de especies vegetales (Lelong *et al.*, 1990; Binkley *et al.*, 1995; Finzi *et al.*, 1998a; Augusto *et al.*, 2002; Dijkstra y Smiths, 2002; Reich *et al.*, 2005; Ostra *et al.*, 2006), o los que demuestran la existencia de una mayor hidrofobicidad en suelos desarrollados bajo bosques de coníferas, debido fundamentalmente a los altos contenidos de resinas, ceras y aceites aromáticos en sus acículas (Doerr *et al.*, 2000; Mataix-Solera y Doerr, 2004; Pérez-Bejaranano *et al.*, 2008) en comparación con la que se encuentra en los suelos bajo especies de caducifolias. Este tipo de estudios es muy superior en número al de trabajos que investigan los efectos de la especie vegetal sobre la materia orgánica edáfica y su dinámica, a pesar de existir

indicios de que el tipo de especie arbórea dominante afecta de alguna manera a la cinética y al almacenamiento de C en los ecosistemas forestales. Se sabe que las distintas especies arbóreas tienen efectos diferenciados sobre el volumen y la profundidad del horizonte O, existiendo trabajos donde dichos efectos aparecen claramente descritos (Raulund-Rasmussen y Viejre, 1995; Binkley y Giardina, 1998; Finzi *et al.*, 1998b; Gärdenäs, 1998; Augusto *et al.*, 2002; entre otros). Sin embargo, la influencia sobre el horizonte mineral, y fundamentalmente sobre la materia orgánica contenida a lo largo del perfil edáfico, resulta más difícil de estimar. Por ello, la mayor parte de las conclusiones respecto al efecto de las especies forestales sobre el C edáfico se basan en la acumulación de C en la capa superficial del suelo. No obstante, estudios recientes tales como los de Ostra *et al.*, (2006) o Vesterdal *et al.* (2007) plantean dudas sobre la existencia de un efecto significativo del tipo de árbol incluso sobre estas capas, ya que en estos trabajos se observó una tendencia opuesta a lo esperado entre el contenido de C de la capa de hojarasca y de los horizontes más profundos y que lo relacionan con un posible movimiento vertical del C a lo largo del perfil edáfico o con las rizodeposiciones y no con el tipo de especie vegetal. Por todo ello, aún no está totalmente resuelta la cuestión de si el *stock* de C edáfico difiere bajo diferentes especies forestales o si sólo tiende a estar diferentemente distribuido entre la capa de hojarasca y el suelo propiamente dicho.

Lo que parece menos cuestionable es que, en relación al ciclo del C edáfico, los principales factores afectados por el tipo de especie forestal son la cantidad, la calidad y la distribución de la hojarasca (Binkley y Giardina, 1998, Quideau *et al.*, 2001; Vesterdal *et al.*, 2008; Mueller *et al.*, 2012). Los atributos químicos de la misma, entre otros, la lignina y la relación C/N, parecen determinar la calidad de la materia orgánica y por tanto su comportamiento durante su descomposición (Berg y McClaugherty, 1989; Taylor *et al.*, 1989; Riffaldi *et al.*, 1996) y su posterior incorporación al perfil edáfico. No obstante, no existe, tal como ya apuntaron Ågrenn y Bosatta (1987), una expresión universal aplicable de forma genérica que proporcione una relación inmediata entre las propiedades de la hojarasca y las tasas de descomposición de la materia orgánica edáfica. El efecto que las diferentes especies o tipos de bosques tienen sobre la

dinámica edáfica del C a través de la composición de su hojarasca asociada (Gower y Son, 1992; Hobbie, 1992; Prescott y Preston, 1994; Paré y Bergeron, 1996) puede extraerse de varios trabajos donde, por ejemplo, se observa una mayor presencia de C en las capas más superficiales de los suelos desarrollados bajo bosques de coníferas en comparación con los bosques de especies caducifolias, hecho que se ha atribuido fundamentalmente a la diferente velocidad de descomposición, generalmente más lenta en los primeros, de la hojarasca procedente de uno y otro ecosistema (Vesterdal y Raulund-Rasmussen, 1998). Otros estudios muestran que la hojarasca procedente de ecosistemas de coníferas suele reducir la disponibilidad de N en el suelo por su bajo contenido en este elemento y por su riqueza en lignina (Pastor *et al.*, 1987), mientras que en biomas como la tundra la calidad de la materia orgánica se constituye como el elemento más importante (incluso con mayor influencia que la temperatura) en el control de la mineralización del C (Nadelhoffer *et al.*, 1991).

La relación entre los diferentes tipos de especie arbórea y la dinámica edáfica del C viene determinada por los procesos de salida y entrada de este elemento al ecosistema, sin existir a día de hoy un acuerdo sobre el mayor o menor peso de una u otra vía en la variabilidad interespecífica. Existen trabajos (Binkley y Valentine, 1991; Augusto *et al.*, 2002; Vesterdal *et al.*, 2008;) que sugieren que las diferencias que la especie vegetal provoca en el ciclo de C edáfico están condicionadas en mayor medida por los procesos de salida (por ejemplo, la actividad de descomposición), mientras que las investigaciones llevadas a cabo por Díaz-Pinés *et al.* (2011) o Hansson *et al.*, (2011) indican lo contrario, es decir, serían las entradas de C procedentes de la caída de la hoja, en este caso, las más importantes.

Otros factores que deben ser tenidos en cuenta al evaluar el almacenamiento de C en el medio edáfico, y que también dependen estrechamente del tipo de especie forestal, son, por un lado (i) *la profundidad de las raíces*, cuya contribución al *pool* de C del suelo es del mismo orden que la de las hojas (Vogt *et al.*, 1986; Rasse *et al.*, 2005), que difiere en función de una especie u otra y con efectos sobre la acumulación de la materia orgánica edáfica, (ii) *la densidad de la madera* y (iii) *el estado sucesional* del bosque. Referente al

primero de estos factores, existen trabajos donde se muestra una relación clara entre la profundidad de las raíces y la acumulación de C edáfico, como por ejemplo el estudio llevado a cabo por Finér *et al.* (2007). En este trabajo se observó que las especies de coníferas, caracterizadas por una escasa profundidad de enraizamiento, favorecieron la acumulación de materia orgánica únicamente en la parte más superficial del suelo al compararlas con bosques deciduos, cuya biomasa radicular se caracteriza por estar mucho más desarrollada (Finér *et al.*, 2007). Otras investigaciones (Crow *et al.*, 2009; Vesterdal *et al.*, 2013) identificaron como principal factor responsable de la formación de C estable en el suelo a la diferente productividad de raíces, en el caso de bosques de caducifolias, y a la entrada de acículas, en el de coníferas. En cuanto a la densidad de la madera, a iguales volúmenes de biomasa los árboles con mayor densidad, esto es, la mayoría de las especies deciduas, suelen acumular más C que las especies con densidades más ligeras, es decir, especies de coníferas (Resh *et al.*, 2002; Jandl *et al.*, 2007). La tabla 5 muestra los diferentes contenidos de C presentes tanto en el suelo como en la biomasa viva de las especies arbóreas más comunes en Europa y en ella se observa que los bosques de *Pinus sylvestris* son los que menor cantidad de C total presentan, mientras que los de hayas son los que alcanzan los mayores valores.

**Tabla 5.** Densidad de madera y contenido medio de C presente en los suelos y la biomasa viva de las especies más representativas que constituyen los ecosistemas forestales europeos. Fuente: Jandl *et al.*, 2007.

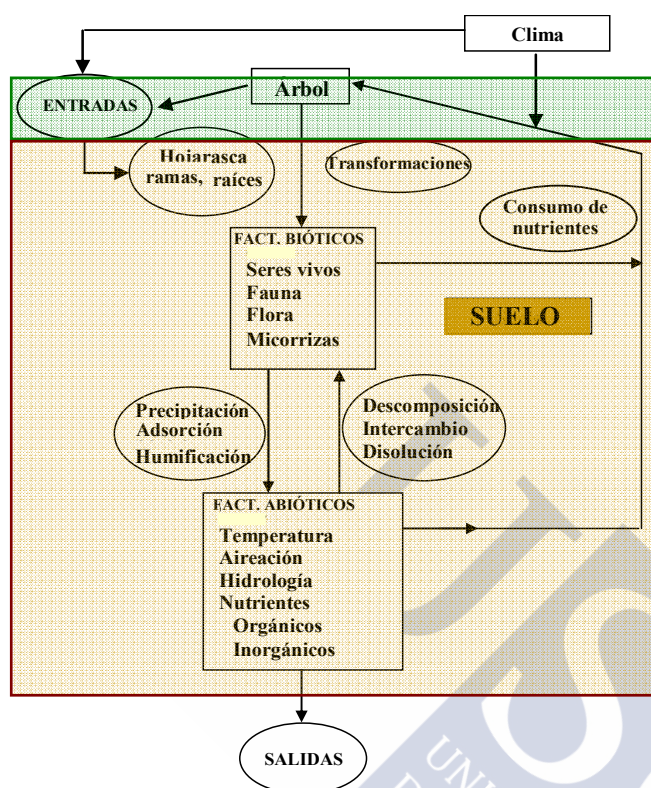
Especie forestal	Densidad madera (kg m <sup>-3</sup> )	C en el árbol (Mg ha <sup>-1</sup> )	C en el suelo (Mg ha <sup>-1</sup> )	ΣC árbol+suelo (Mg ha <sup>-1</sup> )
<i>Pinus sylvestris</i>	490	60	62	122
<i>Picea abies</i>	430	74	140	214
<i>Abies alba</i>	410	100	128	228
<i>Fagus sylvatica</i>	680	119	147	266
<i>Quercus sp.</i>	660	83	102	185

Sin embargo hay que tener en cuenta las condiciones del sitio donde se desarrollan ambas especies, ya que el pino silvestre crece a menudo sobre suelos poco profundos y

secos, lo cual favorece un menor contenido de C edáfico, mientras que el haya suele encontrarse en suelos más fértiles (Jandl *et al.*, 2007).

Una última característica a tener en cuenta en relación al efecto del tipo de especie forestal sobre el suelo, y que no suele estudiarse habitualmente en detalle, es la vegetación asociada al estrato arbustivo de los diferentes tipos de ecosistemas forestales. Se sabe que los rodales de especies caducifolias albergan más biomasa vegetal en su sotobosque que los de coníferas, por lo que la cantidad y la calidad de la hojarasca será diferente en uno y otro tipo de ecosistema, afectando por consiguiente al contenido y dinámica de la materia orgánica incorporada al suelo, siendo un factor más a tener en cuenta si se pretende cuantificar de manera correcta la capacidad real de secuestro de C en el medio edáfico.

En resumen, tal y como aparece recogido en el esquema de la figura 10, la especie arbórea influye directamente sobre el suelo a través de la continua incorporación de nuevos aportes procedentes fundamentalmente de la hojarasca depositada sobre la superficie del mismo, determinando en gran medida la calidad de la materia orgánica edáfica. Mediante la actuación de los microorganismos del suelo, estos residuos forestales, periódicamente incorporados al horizonte O, van a pasar por una serie de transformaciones, moduladas por las condiciones edafo-climáticas entre otros factores, que afectarán a su descomposición y posterior integración dentro del perfil edáfico. Así mismo, el tipo de especie forestal también va a influir sobre las propiedades físicas del suelo, de tal forma que afectarán a los regímenes de temperatura y humedad, a la aireación, al consumo de oxígeno, a la porosidad, a la estructura o al contenido de agua en el suelo como las más importantes. La influencia de la especie arbórea sobre la capacidad de secuestro de C en el suelo puede considerarse por tanto una cuestión de gran complejidad, donde intervienen un alto número de variables y donde los factores implicados están estrechamente interconectados, de tal manera que pequeños cambios en algunos de ellos pueden generar efectos significativos sobre el resto, haciendo necesario un estudio profundo de cada uno de estos factores y de la influencia que tienen sobre el ciclo del C edáfico para los distintos contextos ecológicos.



**Figura 10.** Representación de los procesos afectados por el tipo de especie forestal: flujo de nutrientes, fertilidad del suelo y capacidad de almacenamiento de C. Fuente: Binkley, 1995.

Teniendo en cuenta todo lo expuesto en este apartado, parece evidente que el tipo de especie forestal, con sus características intrínsecas (productividad biológica, composición de la cubierta vegetal, estructura, edad, características de estación), va a ejercer una influencia significativa sobre los parámetros edáficos y sobre la capacidad potencial de secuestro de C en el suelo.

#### 1.2.3.4. Edad de la masa forestal

La influencia que la edad de la masa arbórea tiene sobre algunas propiedades edáficas, tales como los contenidos de C y N, la relación C/N, el pH o la concentración de determinados nutrientes ha sido estudiada a lo largo de los años y aparece ampliamente recogida en la literatura (Paré y Bergeron, 1996; Bauhus *et al.*, 1998; Thiffault *et al.*, 2003 o Welke y Hope, 2005), siendo no obstante uno de los atributos más discutidos en cuanto a su efecto sobre la capacidad de almacenamiento de C edáfico.



Así, algunos de los últimos trabajos publicados ponen de manifiesto, a diferencia de lo que se pensaba anteriormente, que los bosques con un alto grado de madurez y de edades avanzadas siguen fijando CO<sub>2</sub> atmosférico y almacenándolo en sus tejidos, presentando una lenta descomposición de su materia orgánica y reteniéndola tanto en el material vegetal como en los suelos (Zhou *et al.*, 2006; Luyssaert *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2014), procesos que se ven modificados por el tipo de clima y la deposición nitrogenada (Magnani *et al.*, 2007).

Al contrario que los bosques jóvenes, que siempre se han reconocido como obvios sumideros-fijadores potenciales de C, los bosques maduros han sido considerados habitualmente como sumideros de C despreciables o insignificantes. Este hecho se debe fundamentalmente a que la captura de C por medio de la fotosíntesis en estos últimos está equilibrada con la respiración de acuerdo con la *teoría de neutralidad de C* o la *teoría sucesional de ecosistemas* (Odum, 1969). En dicha teoría se expone que cuando un ecosistema se aproxima o alcanza un estado de equilibrio o climax, la relación respiración:producción bruta disminuye, ya que la biomasa llega a ser más eficiente energéticamente. Esta teoría ha dado como consecuencia que el estudio sobre el balance de C edáfico en los bosques añosos haya recibido poca atención debido a la idea generalmente aceptada de que los niveles de C orgánico del suelo de dichos bosques se encuentran en un estado estático (Odum, 1969).

Sin embargo, los últimos trabajos realizados muestran resultados que contradicen la hipótesis anterior, demostrando que los bosques en avanzado estado de sucesión ecológica siguen actuando como sumideros de C y que no todos los bosques jóvenes deberían ser considerados como sumideros potenciales de C. En éste último caso, se ha observado que más habitualmente de lo que se pensaba, los bosques jóvenes pueden actuar como fuentes de CO<sub>2</sub> en mayor grado que los bosques de mayor edad (Luyssaert *et al.*, 2008). Esto se debe a la perturbación que ocasiona la implantación de nuevos bosques al alterar las tasas de descomposición de ramas, mantillo y materia orgánica edáfica (respiración heterótrofa), las cuales excederán a la producción neta del

ecosistema del bosque rebrotado (Harmon *et al.*, 1990; Janish y Harmon, 2002; Knohl *et al.*, 2002; Kowalski *et al.*, 2004; Pregitzer *et al.*, 2004; Irvine *et al.*, 2007). Se ha demostrado recientemente que en numerosas ocasiones la capacidad de captura de C de los bosques bioestables sigue siendo importante dado que la producción neta del ecosistema, cuantificada como la diferencia entre las entradas de CO<sub>2</sub> por asimilación y las pérdidas por la respiración de plantas y respiración del suelo, resulta positiva, tal como reflejan, por ejemplo, las investigaciones de Harmon *et al.* (1990); Carey *et al.* (2001); Knohl *et al.* (2003); Zou *et al.* (2006); Luyssaert *et al.* (2008) sobre bosques de caducifolias o los de Schulze *et al.*, (2000) sobre ecosistemas de coníferas, entre otros. No existen sin embargo muchos estudios que traten de conocer el efecto de la edad sobre el equilibrio de C en bosques maduros, y dentro de ese reducido número, es menor aún el número de trabajos que hayan demostrado el descenso en la productividad neta con la edad o que confirmen que los bosques añosos actúen siempre como una fuente de C (Carey *et al.*, 2001; Acker *et al.*, 2002; Knohl *et al.*, 2003; Law *et al.*, 2003; Pregitzer y Euskirchen, 2004; Desai *et al.*, 2005), encontrando incluso resultados aplicables sólo al suelo mineral o al mantillo que muestran efectos contradictorios (Bauhus *et al.*, 1998). Esta escasez de información podría ser una de las causas de la percepción que presupone la ineficacia de los bosques en avanzado estado de sucesión como sumideros de C. Esta presunción de que con la edad los ecosistemas forestales dejan de acumular C (Kira y Sihdei, 1967; Odum, 1969) ha tenido otras consecuencias, como por ejemplo la falta de protección de los bosques bioestables a pesar de su alto valor, no sólo a nivel medioambiental, sino también social, cultural y económico. Si bien las áreas boscosas, particularmente las del hemisferio norte, han sido propuestas como posibles sumideros potenciales de C atmosférico, actualmente no se han contabilizado en los modelos del ciclo global del C (Ciais *et al.*, 1995; Keeling *et al.*, 1996; Fan *et al.*, 1998; Carey *et al.*, 2001), siendo excluidas de los tratados nacionales de C y del Protocolo de Kioto. La no inclusión en dichos tratados se debe, por un lado, a la ya comentada hipótesis de neutralidad que se pensaba operaba en estos bosques, y por otro, a que en el caso del Protocolo de Kioto únicamente se contemplan

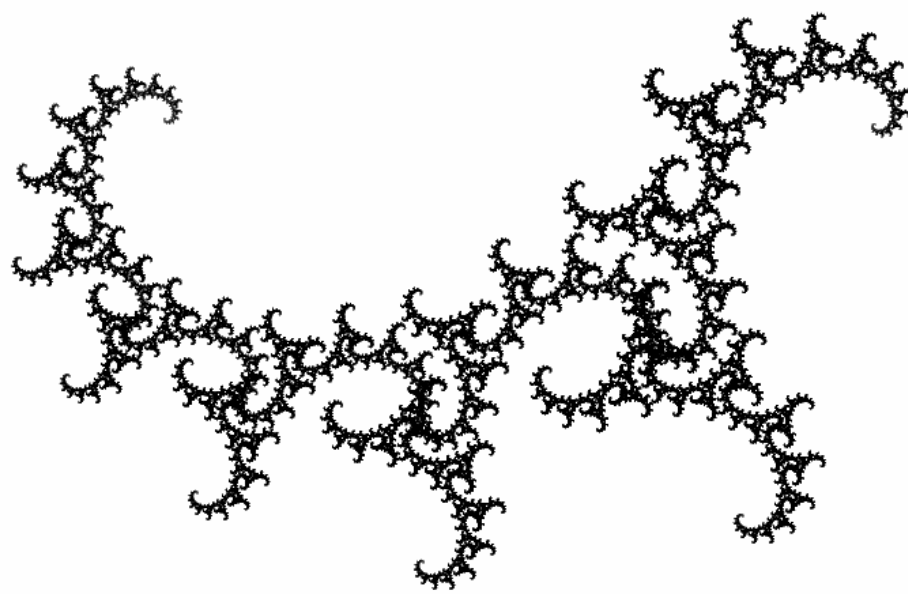


los efectos antrópicos sobre los ecosistemas, no siendo percibida como una actividad antropogénica el mantener a los bosques intactos. Así mismo, los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres que se han ido produciendo en las últimas décadas como consecuencia del cambio global podrían haber modificado la condicionado la capacidad de retención de C de este tipo de bosques. Dichos cambios, como la alteración en su productividad como resultado de la deposición nitrogenada y las mayores concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, la alta variabilidad climática interanual observada o el alargamiento tanto del periodo productivo como de la estación de crecimiento durante el último siglo (Sedjo, 1992; Schimel, 1995; Goulden *et al.*, 1996; Battle *et al.*, 2000; Cary *et al.*, 2001), pueden favorecer la pérdida de eficacia de estos importantes sumideros naturales de CO<sub>2</sub> para el secuestro y el almacenamiento de C de manera estable. Según la FAO (FAO, 2005), más del 30 % ( $1,3 \times 10^9$  ha) de los ecosistemas forestales del planeta son clasificados como bosques primarios, la mitad de los cuales ( $0,6 \times 10^9$  ha) se localizan en las regiones boreales y templadas del hemisferio norte, por lo que si los bosques maduros son perturbados podrían liberarse grandes cantidades de C a la atmósfera (Luyssaert *et al.*, 2008).

Todas las características anteriormente descritas ponen en evidencia el incuestionable papel que desempeñan los bosques maduros en el ciclo del C tanto a nivel regional como mundial, de ahí que su estudio sea indispensable si lo que se pretende es llevar a cabo una evaluación rigurosa y precisa de la contribución de los ecosistemas forestales en la mitigación del cambio global.



## 2. Justificación y Objetivos





## **2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS**

La importancia de proteger y conservar los ecosistemas forestales, y con ellos los suelos que los sustentan, radica no sólo en el hecho de que constituyen un elemento clave para la sostenibilidad medioambiental por su papel en la mitigación de las emisiones de CO<sub>2</sub> y otros GEIs, sino también por su destacado valor cultural, paisajístico y económico, además de desempeñar otras funciones indispensables para el buen funcionamiento de la biosfera tales como el mantenimiento de la calidad de los suelos, de la biodiversidad, su influencia sobre los ciclos biogeoquímicos de los principales elementos, el ciclo del agua o el albedo, así como sobre la regulación del clima a escalas local y global, etc., entre otras, características que justificarían ya de por sí un estudio en profundidad de los mismos.

Por otro lado, y ante la creciente preocupación de los últimos años por el cambio global y las altas concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico registradas, los ecosistemas forestales se han situado en el centro de interés de la comunidad científica por su capacidad potencial de secuestro y almacenamiento de C, haciendo cada vez más urgente la necesidad de explorar y evaluar todos aquellos mecanismos que potencien y maximicen dicha capacidad, cobrando especial relevancia aquellos dirigidos fundamentalmente hacia el secuestro de C en el medio edáfico, por ser éste uno de los mayores reservorios de C estable dentro de los ecosistemas terrestres. Esta característica adquiere si cabe una mayor importancia con la entrada en vigor en febrero de 2005 del Protocolo de Kioto, acordado en 1997, en el que se señala a los ecosistemas forestales y a las actividades asociadas a su manejo como punto fundamental para la mitigación y estabilización de las emisiones de GEIs. A pesar de que los últimos datos registrados indican que España no ha alcanzado los objetivos propuestos por el Protocolo de Kioto respecto a la reducción de sus emisiones de GEIs (el compromiso que España asumió fue de no superar en más del 15 % el nivel de emisiones de 1990 durante el periodo de

2008-2012, porcentaje ya superado en un 24,5 % según el informe más reciente presentado por WWF en 2013), podría no suceder lo mismo con el aumento de los sumideros de C a nivel local. A diferencia de las tendencias observadas en cuanto a los ritmos de deforestación, fundamentalmente asociados a las zonas tropicales, España es el país europeo que mayor incremento de superficie arbolada ha experimentado en los últimos años (1.820.000 ha o 91.050 ha año<sup>-1</sup> entre 1990 y 2010, SECF, 2013). Desde 1990 dicha superficie se ha visto aumentada a un ritmo anual del 2,19 % frente al 0,51 % de la media europea, aportando más del 40 % del incremento total europeo según fuentes de SECF (2013). Este crecimiento ha venido motivado fundamentalmente por los cambios en el uso del suelo que tuvieron lugar durante las últimas décadas no sólo en España sino también en regiones más amplias como Europa o Norte América, cambios que fueron además incentivados desde la puesta en marcha de la Directiva EU 2080/92 de reforestación de tierras agrarias. Dicha directiva favoreció el incremento significativo de los terrenos reforestados, sobre todo en el norte de España entre 1992 y 2006, observándose un efecto destacado en Galicia donde la superficie forestada aumentó de 1 a 1,6 millones de hectáreas en la última década del siglo XX (Rigueiro, 2000), y cuyos datos correspondientes al periodo de 1940-2006 la sitúan como la comunidad con mayor porcentaje de superficie repoblada (18,5 %, SECF, 2011). Así, la expansión experimentada por los ecosistemas forestales gallegos durante las últimas décadas junto con la aplicación de medidas de gestión forestal sostenibles, han hecho posible que Galicia sea actualmente una de las comunidades que mayor extensión arbolada presenta respecto al resto de España, de tal forma que sus bosques ocupan casi el 69 % de su superficie total (SECF, 2011).

Teniendo en cuenta estos datos, y considerando el importante papel que juegan los ecosistemas forestales en el intercambio de C con la atmósfera a través de los procesos de fotosíntesis-respiración y humificación-mineralización, es de esperar que los bosques gallegos contribuyan de manera más que significativa a la reducción de CO<sub>2</sub> en la atmósfera y por tanto a la mitigación del cambio global a diferentes escalas. Dicha contribución se pone de manifiesto con los altos contenidos de C presentes tanto en la vegetación como en los suelos de estos ecosistemas, y cuyos valores medios superan en

algunos casos a los estimados para bosques de la zona templada. De esta forma, frente a las 57-140 t C ha<sup>-1</sup> acumuladas en la biomasa de ecosistemas de latitudes medias (Schlesinger, 2005), Balboa *et al.* (2005) cuantificaron entre 100 y 200 t C ha<sup>-1</sup> en plantaciones gallegas de rápido crecimiento (eucaliptos y coníferas), mientras que en especies de menores velocidades de crecimiento, como bosques autóctonos de robles, castaños o hayas, se llegaron a acumular en su biomasa cantidades incluso superiores, de entre 200 y 300 t C ha<sup>-1</sup> C (Balboa, 2005; Rodríguez-Gutián *et al.* 2005), biomasa que permanece estable durante mucho más tiempo que en especies forestales de crecimiento rápido como las anteriormente citadas (Gallardo y Merino., 2007). En cuanto a los suelos forestales gallegos, su contribución e importancia se hace más evidente si cabe al compararlos con los contenidos medios estimados para los suelos de bosques templados. Frente a los valores medios cercanos a 90 t C ha<sup>-1</sup> que se estiman para estos últimos, en Galicia se ha cuantificado una capacidad media de secuestro de C en el suelo en torno a las 200 t C ha<sup>-1</sup> (Macías *et al.*, 2004), alcanzado los suelos forestales los valores más altos, superando los 450 t C ha<sup>-1</sup>, frente a la de 35 t C ha<sup>-1</sup> de los suelos asociados a tierras de cultivo. Estos altos contenidos de C almacenados tanto en la vegetación como en los suelos de estos ecosistemas, han permitido identificar el NO Peninsular como una zona con una alta potencialidad para albergar bosques que actúen como eficaces sumideros de C, lo que justifica un estudio exhaustivo del funcionamiento global del ciclo del C en dichos ecosistemas a través de técnicas que permitan evaluar y cuantificar su capacidad potencial para atrapar y almacenar el excedente de CO<sub>2</sub> atmosférico. Por otro lado, es importante destacar que dentro los ecosistemas terrestres, los suelos representan el destino final de la mayor parte del C fijado por fotosíntesis (sólo una pequeña parte va al océano, Rodríguez-Murillo, 2001), y aunque la acumulación de este C en el compartimento edáfico sea más gradual que en la biomasa vegetal, su contenido y tiempo de permanencia son mucho mayores que en la vegetación, retornando a la atmósfera, excepto una pequeña fracción, con tasas de renovación muy lentas. Estas características han favorecido la formación del gran reservorio de C que constituyen los suelos, por lo que su estudio y evaluación debe ser imprescindible si se pretende llevar a cabo una correcta valoración del balance real

entre retención y liberación de CO<sub>2</sub> tanto en los bosques gallegos como en el resto de los ecosistemas forestales.

Para poder estimar el potencial de captura de C de los suelos y su evolución en respuesta a posibles alteraciones de uso y del ambiente, es preciso cuantificar las existencias originales del mismo y los cambios ante dichas alteraciones. También es importante valorar la estabilidad de los compuestos orgánicos donde se incorpora este C, permitiendo conocer el tiempo de residencia de los compuestos que se forman durante el proceso de captura de C. Dentro de los posibles parámetros susceptibles de ser utilizados para llevar a cabo estas estimaciones, la materia orgánica edáfica, aunque puede representar un porcentaje relativamente bajo del total de la masa del suelo (en los horizontes superficiales de la mayoría de los suelos minerales el contenido en materia orgánica varía tan sólo entre un 0,5 y 5 % del peso del suelo según Silva *et al.*, 2015), se posiciona como uno de los más adecuados por tratarse de un elemento altamente dinámico e interactuar con el resto de componentes del suelo. Entre las características fundamentales que posee más destacables se encuentran algunas de las funciones esenciales que ejerce dentro del ecosistema, tales como su influencia sobre las reservas de agua y nutrientes del medio edáfico, su acción anti-erosiva al mejorar la agregación y estructura del suelo, el incremento de la absorción de energía radiante del suelo al disminuir su albedo o la atenuación de las fluctuaciones de temperatura edáfica, entre otras, determinando en su conjunto la sostenibilidad, la fertilidad y la productividad de los ecosistemas forestales (Schoenholtz *et al.*, 2000; Wander y Drinkwater, 2000). Esto último tiene si cabe una mayor importancia particularmente en suelos ácidos y arenosos, donde la citada fertilidad está determinada principalmente por el contenido y calidad de la materia orgánica edáfica (Fernandez *et al.*, 2006b), como es el caso de los suelos gallegos, variables que a su vez están influenciadas principalmente por el clima, las propiedades del suelo, la topografía, la vegetación o la gestión selvícola y que junto con la labilidad de la materia orgánica son los factores que van a determinar el funcionamiento global del ciclo del C edáfico. Además de todas estas propiedades, la materia orgánica presenta una característica que contribuye a que su estudio sea más que recomendable a la hora de cuantificar la capacidad de secuestro



de C en los ecosistemas forestales y su evolución en el tiempo. Esta es su alta sensibilidad frente a los cambios edafo-climáticos a los que puede verse sometida tales como los causados por el distinto tipo de especie forestal (diferente aporte de residuos, la composición de la planta, etc.), el cambio de uso del suelo o los diferentes manejos forestales (perturbaciones antrópicas o naturales, etc.), entre otros. Estos cambios pueden modificar los tiempos de permanencia de C en el suelo y, por tanto, el balance entre la retención y liberación de C entre el suelo y la atmósfera, por lo que su estudio también será necesario a la hora de estimar las tasas de renovación y los tiempos de residencia medios del C en el suelo así como su evolución temporal bajo diferentes situaciones. Por otra parte, las últimas técnicas de análisis empleadas para el estudio de la materia orgánica, las cuales van más allá de una simple cuantificación o estimación de su contenido, permiten una caracterización de la misma cada vez más precisa. Entre las más significativas destacan (i) las nuevas técnicas de espectroscopía de resonancia magnética nuclear, que permiten conocer con una alta precisión la estructura y composición química de la materia orgánica (Baldock y Preston, 1995; Kinchesh *et al.*, 1995; Preston, 1996; Baldock *et al.*, 1997; Kögel-Knabner, 2002) y (ii) la exactitud de las técnicas isotópicas, que proporciona información integral cuantitativa de las transformaciones y procesos que tienen lugar en los diferentes ecosistemas (Mary *et al.*, 1992; Bird y Pousai, 1997; Bernoux *et al.*, 1998; Ehleringer *et al.*, 2000; Fernandez *et al.*, 2004) basándose en las variaciones en  $^{13}\text{C}$  que se producen como consecuencia de las transformaciones químicas durante el ciclo biogeoquímico del C (Fleck *et al.*, 1996; Connin *et al.*, 2001; Fernandez y Cadisch, 2003; Fernandez *et al.*, 2003). Todas estas características hacen de la materia orgánica edáfica un indicador eficaz y fiable para evaluar la capacidad de los ecosistemas forestales para el secuestro y almacenamiento del excedente de  $\text{CO}_2$  atmosférico y, por tanto, una posible herramienta que puede ayudar a la mitigación de uno de los mayores problemas medioambientales que existen en la actualidad.

Por todo ello, las investigaciones incluidas en esta memoria se planificaron principalmente con el objetivo de evaluar los principales factores que influyen sobre la capacidad potencial para el secuestro de C y la acumulación estable de materia orgánica

edáfica en distintos ecosistemas forestales gallegos, contribuyendo así a la obtención de información básica susceptible de ser utilizada en el desarrollo de posibles estrategias de mitigación de las emisiones de GEIs mediante mecanismos que puedan maximizar las cualidades naturales de los ecosistemas forestales (fundamentalmente el secuestro de C). Como eje de referencia se utilizó la materia orgánica edáfica, su caracterización dinámica y estructural, junto con la combinación de datos empíricos y modelos teóricos obtenidos tanto en condiciones controladas como naturales.

Para alcanzar este propósito se plantearon los siguientes objetivos específicos:

(I) Estudiar el ciclo del C edáfico en ecosistemas forestales de caducifolias gallegas para la valoración de la capacidad de captura y almacenamiento de C de la edafosfera en bosques en avanzado estado de sucesión, mediante la evaluación cuantitativa y cualitativa de la materia orgánica edáfica, así como por medio de la determinación de la actividad mineralizadora del C, con el fin de estimar las tasas de permanencia y renovación de los distintos componentes orgánicos en el suelo, tomando como hipótesis de partida la posibilidad de que los ecosistemas forestales adultos siguen secuestrando C en sus suelos, tal como ha sido recientemente señalado para bosques maduros de otras zonas geográficas.

(II) Cuantificar los flujos edáficos de CO<sub>2</sub> mediante la determinación de las variaciones estacionales de los intercambios de este gas en la interfase suelo-atmósfera, con el objeto de determinar tanto la influencia de las distintas condiciones de temperatura y humedad del suelo sobre estos intercambios gaseosos en el actual contexto climático como las previsibles repercusiones de un posible escenario de calentamiento global sobre las reservas de C edáfico.

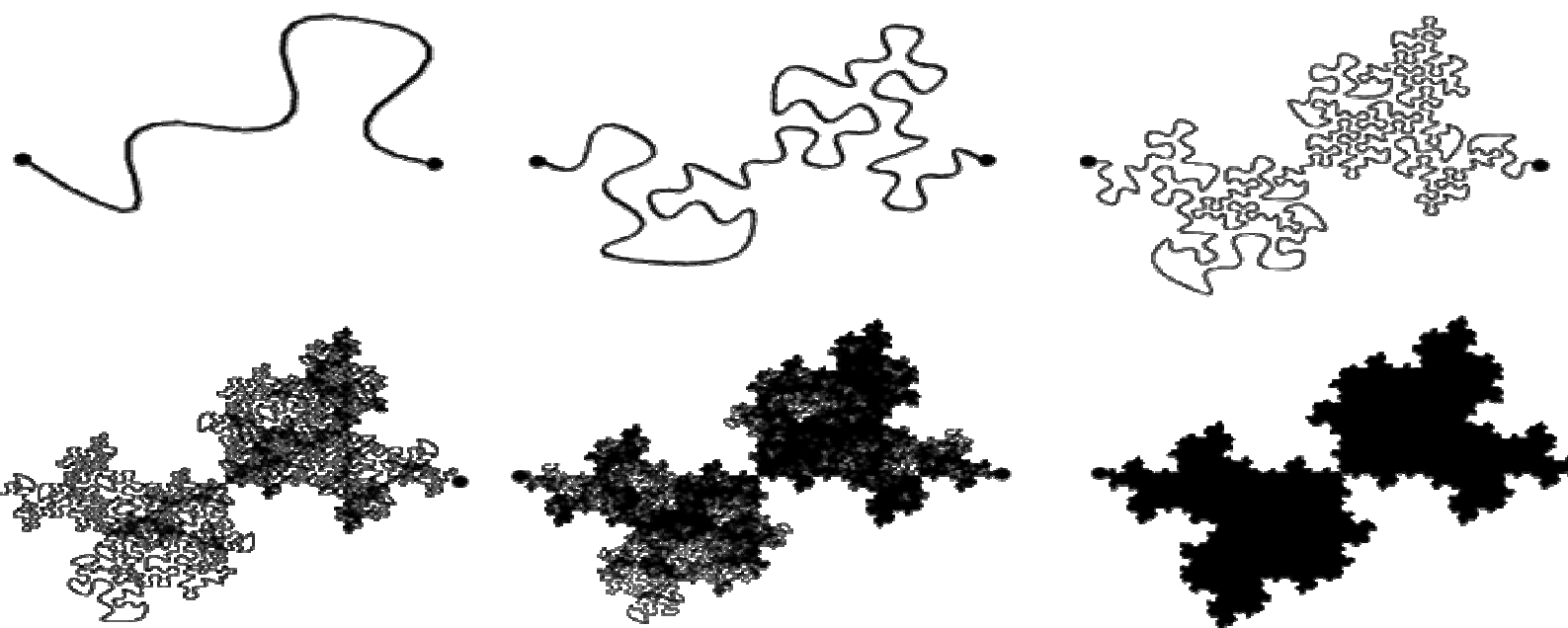
(III) Evaluar la influencia del tipo de especie arbórea no sólo sobre la capacidad de captura y almacenamiento de C en el suelo sino también sobre las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> a la atmósfera, considerando para ello los tres tipos de ecosistemas forestales de caducifolias más representativos del Bosque Atlántico en el noroeste de la península ibérica (*Q. robur*, *C. sativa* y *B. alba*).

(IV) Comparar el ciclo del C de los suelos de los ecosistemas de caducifolias anteriormente mencionados con el de los suelos de los bosques de las especies perennifolias más utilizadas en Galicia para la repoblación (*P. radiata* y *P. pinaster*), con el fin de cuantificar y analizar las posibles diferencias existentes entre estos dos grandes grupos de sistemas forestales.





### 3. Material y Métodos



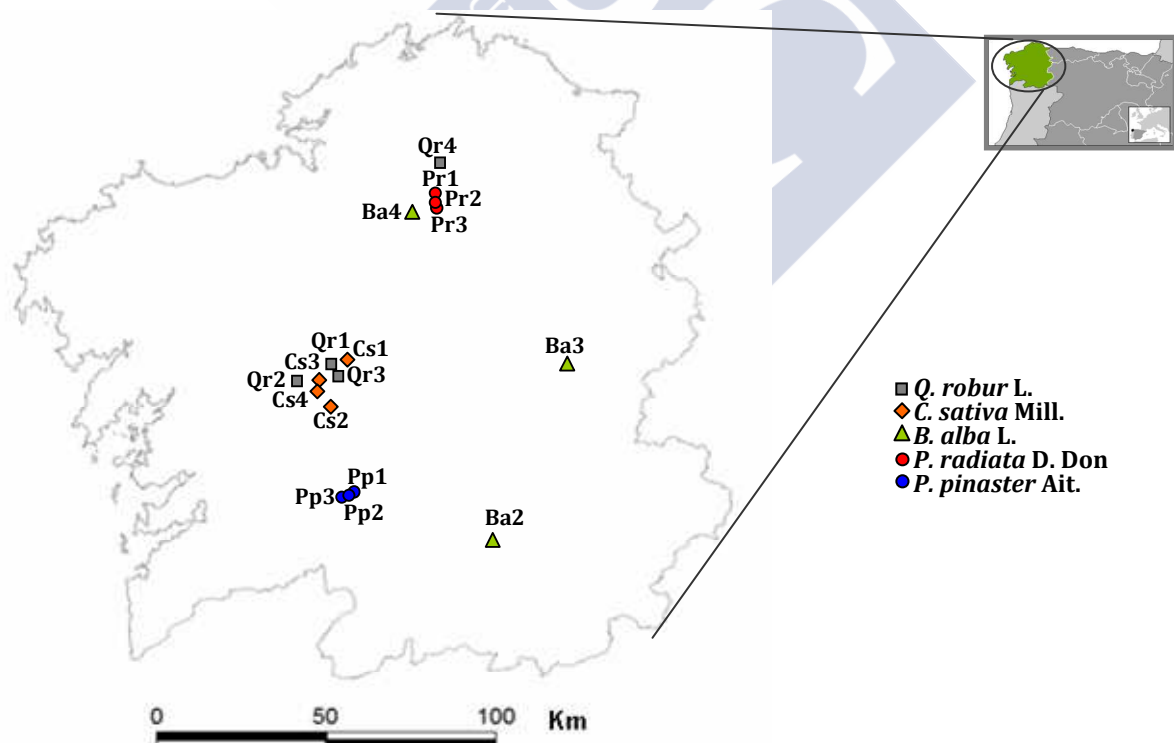


### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. MATERIAL

##### 3.1.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA GEOGRÁFICA

El estudio se llevó a cabo sobre diferentes ecosistemas forestales localizados en el noroeste de la Península Ibérica (entre 42º1' y 43º2'N, y entre 7º1' y 8º1'W) distribuidos por las provincias de Lugo, Ourense y Pontevedra, tal y como aparecen en la Figura 11, sumando un total de 18 parcelas cuyas características más destacables se resumen en la tabla 6.



**Figura 11.** Localización de los ecosistemas forestales seleccionados para llevar a cabo la investigación propuesta.

**Tabla 6.** Localización, coordenadas, altitud y pendiente de los ecosistemas forestales estudiados junto con el tipo de sustrato litológico sobre el que se asientan.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	LOCALIZACIÓN	COORDENADAS		ALTITUD (m)	PENDIENTE	TIPO DE ROCA
<i>Q. robur</i> L.			LATITUD	LONGITUD			
	<b>Qr1</b>	Catasós (Pontevedra)	42° 38' 13"	8° 05' 37"	495	22	Esquisto
	<b>Qr2</b>	Silleda (Pontevedra)	42° 41' 23"	8° 13' 10"	540	6	Esquisto
	<b>Qr3</b>	A Veiga (Pontevedra)	42° 42' 10"	8° 03' 46"	570	7	Esquisto
	<b>Qr4</b>	Santaballa (Lugo)	43° 19' 04"	7° 42' 40"	487	14	Esquisto
<i>C. sativa</i> Mill.							
	<b>Cs1</b>	Cadrón (Pontevedra)	42° 44' 31"	8° 02' 47"	500	30	Granito
	<b>Cs2</b>	Catasós (Pontevedra)	42° 38' 16"	8° 05' 36"	450	9	Esquisto
	<b>Cs3</b>	Filgueira (Pontevedra)	42° 41' 26"	8° 08' 08"	564	2	Esquisto
	<b>Cs4</b>	Santiso (Pontevedra)	42° 40' 55"	8° 09' 03"	640	18	Esquisto
<i>B. alba</i> L.							
	<b>Ba1</b>	Gabín (Ourense)	42° 13' 22"	7° 29' 42"	1316	20	Granito + cuarcitas
	<b>Ba2</b>	Gabín (Ourense)	42° 13' 23"	7° 27' 45"	1313	18	Granito + cuarcitas
	<b>Ba3</b>	Cereixal (Lugo)	42° 52' 27"	7° 10' 58"	823	25	Esquisto
	<b>Ba4</b>	Sambreixo (Lugo)	43° 08' 49"	7° 47' 24"	404	0	Granito
<i>P. radiata</i> D. Don							
	<b>Pr1</b>	Baamonde (Lugo)	43° 09' 50"	7° 45' 17"	479	4	Esquisto
	<b>Pr2</b>	Baamonde (Lugo)	43° 08' 60"	7° 44' 60"	477	6	Esquisto
	<b>Pr3</b>	Baamonde (Lugo)	43° 09' 40"	7° 45' 03"	478	7	Esquisto
<i>P. pinaster</i> Ait.							
	<b>Pp1</b>	Punxín (Ourense)	42° 20' 28"	8° 01' 24"	466	12	Granito
	<b>Pr2</b>	Punxín (Ourense)	42° 20' 33"	8° 01' 30"	469	4	Granito
	<b>Pr3</b>	Punxín (Ourense)	42° 20' 32"	8° 01' 40"	468	11	Granito

Los bosques seleccionados están situados a altitudes variables (entre 400 y 1300 m s.n.m.), mayoritariamente sobre laderas de montaña con pendientes y orientaciones diversas y bajo la influencia del clima atlántico propio de la región gallega.

El sustrato litológico sobre el que se desarrollan los ecosistemas forestales estudiados es de carácter ácido, encontrando fundamentalmente esquistos y granitos como las rocas más abundantes, seguidos de pizarras, y acompañados en algunos casos de intercalaciones arenosas y cuarcíticas. Los suelos sobre los que se asientan los ecosistemas seleccionados para este estudio son mayoritariamente Umbrisoles y Umbrisoles alumi-húmicos y Cambisoles húmicos y dístricos (FAO, 2006).



### 3.1.2. DATOS CLIMATOLÓGICOS DE LAS ZONAS DE ESTUDIO

Los datos empleados para llevar a cabo el estudio climático de las zonas de ensayo se tomaron de distintas estaciones meteorológicas oficiales localizadas en las proximidades de las parcelas seleccionadas, así como de pequeños medidores portátiles con registro de datos integrado, con sensores de  $T^a$  y humedad, instalados en el interior de las parcelas (Fig. 12). El periodo analizado abarcó desde enero de 2006 a diciembre de 2010 y las variables registradas fueron: la temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), la precipitación (mm) y la humedad relativa (%). No se consideró necesario hacer correcciones altitudinales de los datos de precipitación y temperatura utilizados ya que la diferencia de altitud entre las distintas estaciones y las parcelas fueron inferiores a 100 metros.



**Figura 12.** Registrador automático de datos con sensor de  $T^a$  y humedad localizado en el centro de una de las parcelas de estudio.

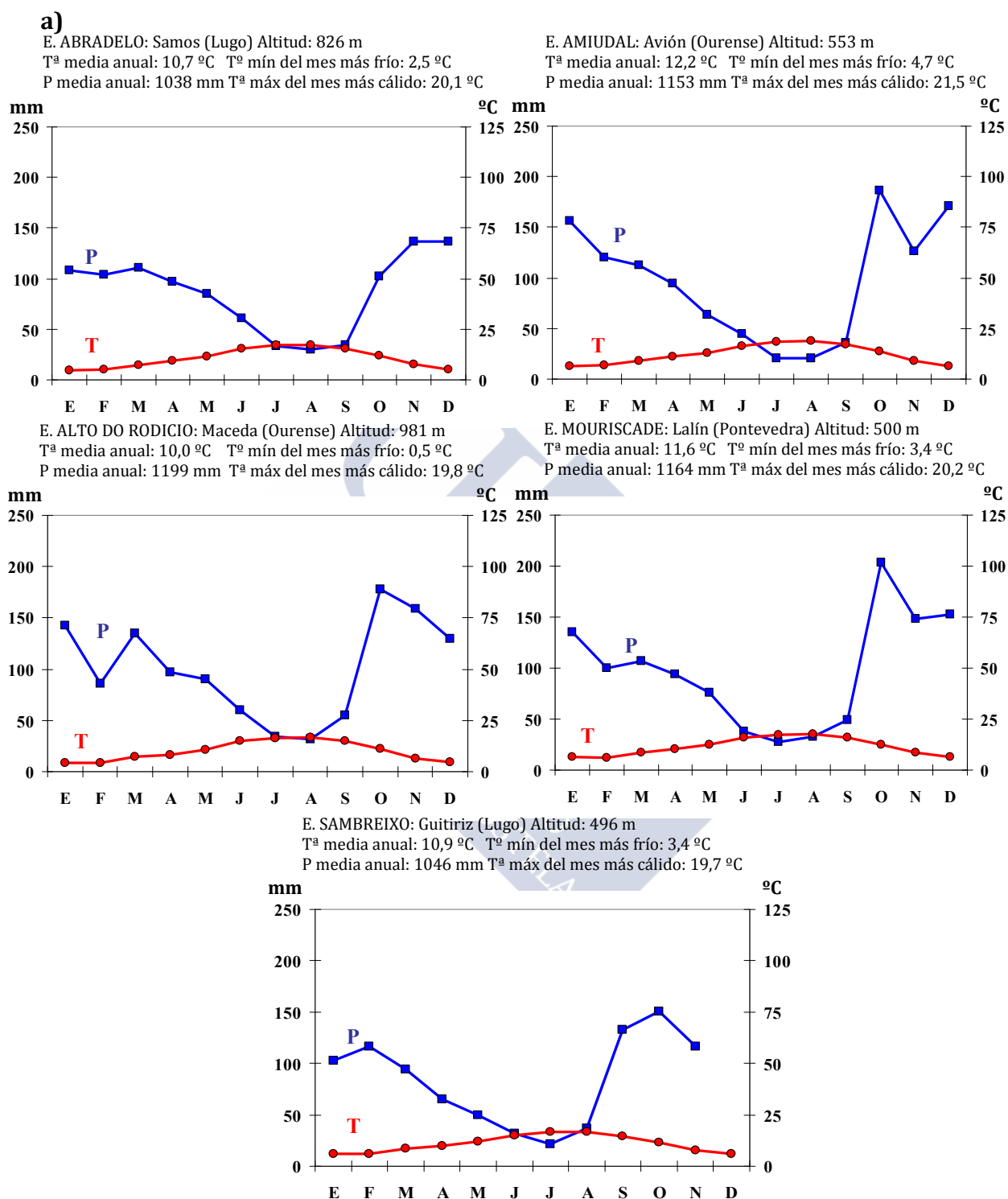
A partir de los datos registrados se han elaborado diagramas ombrotérmicos de Gaussen o climogramas (Walter y Lieth, 196) (Fig. 13a) y gráficas que recogen las características climáticas de los años en los que se realizó el estudio (Fig. 13b). En los diagramas ombrotérmicos los valores medios se calcularon considerando los registros termopluviométricos recogidos durante el periodo de estudio (2006-2010) junto con los históricos de las últimas décadas.

En la tabla 7 se recogen la localización y las coordenadas de las diferentes estaciones meteorológicas seleccionadas para cada uno de los ecosistemas forestales estudiados.

**Tabla 7.** Localización de las estaciones meteorológicas que se tomaron como referencia en cada una de las parcelas seleccionadas y cuyos datos fueron utilizados para llevar a cabo, junto con los de los registradores automáticos, la caracterización climática de las zonas de estudio.

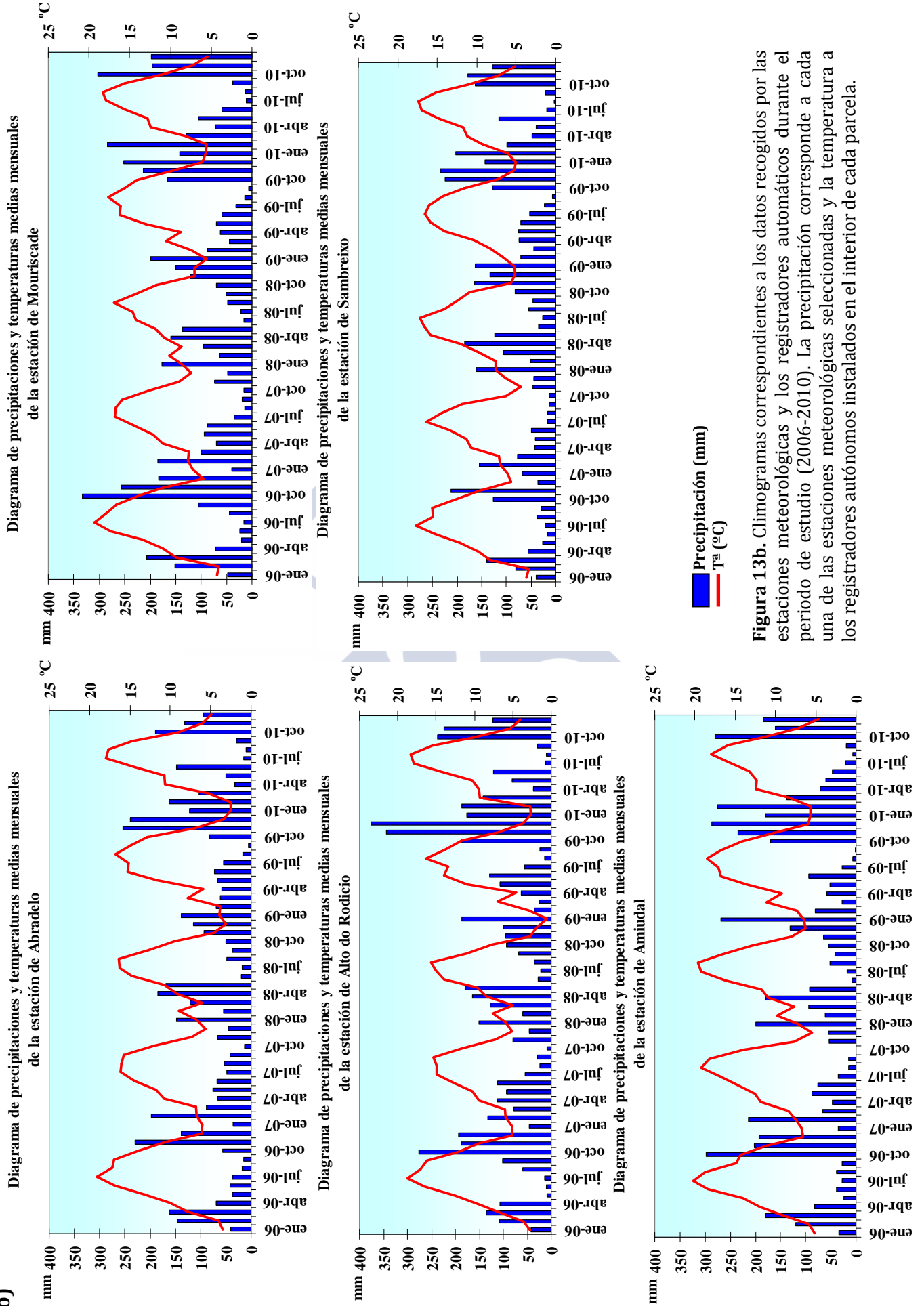
ESPECIE FORESTAL	PARCELA	LOCALIZACIÓN	COORDENADAS	
<b><i>Q. robur</i> L.</b>			<b>LATITUD</b>	<b>LONGITUD</b>
	<b>Qr1</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
	<b>Qr2</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
	<b>Qr3</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
	<b>Qr4</b>	Sambreixo (Guitiriz, Lugo)	43° 08' 49"	7° 47' 23"
<b><i>C. sativa</i> Mill.</b>				
	<b>Cs1</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
	<b>Cs2</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
	<b>Cs3</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
	<b>Cs4</b>	Mouriscade (Lalín, Pontevedra)	42° 36' 56"	8° 08' 09"
<b><i>B. alba</i> L.</b>				
	<b>Ba1</b>	Alto do Rodicio (Maceda, Ourense)	42° 18' 00"	7° 35' 21"
	<b>Ba2</b>	Alto do Rodicio (Maceda, Ourense)	42° 18' 00"	7° 35' 21"
	<b>Ba3</b>	Abradelo (Samos, Lugo)	42° 44' 54"	7° 14' 50"
	<b>Ba4</b>	Sambreixo (Guitiriz, Lugo)	43° 08' 49"	7° 47' 23"
<b><i>P. radiata</i> D. Don</b>				
	<b>Pr1</b>	Sambreixo (Guitiriz, Lugo)	43° 08' 49"	7° 47' 23"
	<b>Pr2</b>	Sambreixo (Guitiriz, Lugo)	43° 08' 49"	7° 47' 23"
	<b>Pr3</b>	Sambreixo (Guitiriz, Lugo)	43° 08' 49"	7° 47' 23"
<b><i>P. pinaster</i> Ait.</b>				
	<b>Pp1</b>	Amiudal (Avión, Ourense)	42° 24' 57"	8° 14' 13"
	<b>Pr2</b>	Amiudal (Avión, Ourense)	42° 24' 57"	8° 14' 13"
	<b>Pr3</b>	Amiudal (Avión, Ourense)	42° 24' 57"	8° 14' 13"

De acuerdo con la totalidad de los datos registrados, tanto por las estaciones meteorológicas fijas como por los dispositivos autónomos, las características climáticas que comparten todos los ecosistemas forestales presentes en esta investigación son las que se corresponden con un clima propio de la zona templado-húmeda, con temperaturas suaves (valores medios de temperatura invernal y estival de 5,6 °C y 16,5 °C, respectivamente) y precipitaciones abundantes (valor medio de precipitación anual: 1115 mm, valor medio de humedad relativa: 82,6 %).



**Figura 13a.** Diagramas ombrotérmicos correspondientes a los datos recogidos por las estaciones meteorológicas y los registradores automáticos durante el periodo de estudio (2006-2010) junto con los históricos de las últimas décadas. La precipitación corresponde a cada una de las estaciones meteorológicas seleccionadas y la temperatura a los registradores autónomos instalados en el interior de cada parcela, en el caso de error o fallo del dispositivo, se recurrió al dato recogido de la estación meteorológica.

b)



**Figura 13b.** Climogramas correspondientes a los datos recogidos por las estaciones meteorológicas y los registradores automáticos durante el periodo de estudio (2006-2010). La precipitación corresponde a cada una de las estaciones meteorológicas seleccionadas y la temperatura a los registradores autónomos instalados en el interior de cada parcela.

La temperatura media anual registrada se situó en torno a los 11 °C, variando entre los 10,0 y 10,7 °C en las zonas más frías y los 11,6 y 12,0 °C en las más cálidas. Las temperaturas máximas mensuales se dieron en todos los bosques siempre durante el mes de agosto, con valores medios comprendidos entre 16,5 y 19,0 °C, mientras que las temperaturas mínimas tuvieron lugar durante los meses de enero, febrero o diciembre, con valores medios entre 4,2 y 6,4 °C. A pesar de la abundancia de precipitaciones observada, concentradas fundamentalmente en los meses de octubre a marzo y cuyos valores medios anuales superaron los 1000 mm en todas parcelas estudiadas, la desigual distribución de las mismas a lo largo del año dio lugar a la aparición de un periodo de sequía estival más o menos prolongado en función de la capacidad de retención de agua de los suelos y de la la distribución de lluvias en verano. Esta sequía fue más acusada en aquellos bosques situados en la provincia de Ourense, mientras que en el resto de parcelas dicho periodo fue mínimo o incluso inexistente (Fig. 13a).

Al considerar únicamente los datos de temperatura y precipitación registrados durante el periodo de estudio (2006-2010) para una más directa correspondencia con las experiencias respirométricas de campo realizadas en ese intervalo de tiempo, se observó que la temperatura media anual del conjunto de las estaciones meteorológicas se situó en un promedio de 10,9 °C, correspondiendo, en general, los valores más bajos a las parcelas situadas a mayor altitud (Maceda) y los más altos a las ubicadas a altitudes menores de 600 metros (Fig. 13b), siendo en estas últimas donde también se registraron las temperaturas más altas durante los meses de julio y agosto en el quinquenio considerado. El valor medio de la precipitación anual durante los 5 años del periodo de estudio superó los 900 mm, coincidiendo las menores precipitaciones con aquellos rodales situados en la zona de Guitiriz (979 mm) y las más abundantes con las parcelas localizadas en Maceda (1221 mm) y Lalín (1223 mm). Como tónica habitual la lluvia se concentró fundamentalmente entre los meses de octubre y marzo, mientras que julio, agosto y septiembre fueron los que presentaron las menores precipitaciones registradas, llegando a detectarse periodos de sequía estival especialmente destacables en los bosques localizados en la provincia de Ourense, sobre todo en los años 2007 y 2009. Respecto a la variabilidad interanual de las precipitaciones entre cada uno de los

años que comprende el periodo evaluado la precipitación superó siempre, a excepción del año 2007, los 1000 mm anuales (correspondiendo los valores más altos al año 2010 con 1323 mm anuales). Por el contrario, en el año 2007 la precipitación anual registrada en las distintas estaciones meteorológicas fue significativamente menor respecto a los demás años ( $P \leq 0,05$ ), con un valor medio que apenas superó los 700 mm, destacando además en este año la escasez de lluvias observada durante el otoño en todas las zonas evaluadas, en concordancia con el hecho de que a nivel regional este otoño ha sido considerado como el más seco de los últimos 50 años.

Los datos de temperatura y humedad recogidos para caracterizar la zona de estudio permitieron establecer un periodo medio con sequía parcial de 1 mes y un periodo medio libre de heladas de 10 meses, clasificando a los suelos pertenecientes a la zona evaluada como Údicos y Mésicos en función de uno u otro periodo.

### 3.1.3. CARACTERÍSTICAS DE LOS ECOSISTEMAS FORESTALES SELECCIONADOS

Los ecosistemas forestales estudiados están constituidos por bosques naturales y plantaciones forestales que representan diferentes densidades, tipos de vegetación, material de partida y condiciones de crecimiento, y cuya especie dominante es *Quercus robur* L., *Castanea sativa* Mill., *Betula alba* L., *Pinus radiata* D. Don o *P. pinaster* Ait. Tal como se señaló anteriormente, estos bosques se localizan en la mayoría de los casos sobre laderas de montaña, presentado pendientes y orientaciones variables.

Los bosques naturales están compuestos por especies forestales autóctonas caducifolias representadas por *Q. robur*, *C. sativa* y *B. alba*, cuyas edades están comprendidas entre los 50 años de los pies más jóvenes de abedul, hasta los 200 años que presentan algunos de los robledales adultos.

En el caso de las plantaciones forestales, cuya implantación data de los años 1991 y 1992, están constituidas por dos de las especies arbóreas más ampliamente utilizadas en reforestación en Galicia, como son *P. pinaster* Ait., el pino autóctono gallego, y *P. radiata* D. Don, más recientemente introducida en el noroeste de España.

El sotobosque de los ecosistemas forestales estudiados está compuesto principalmente por especies típicas de formaciones boscosas de la Región Eurosiberiana, destacando por su abundancia *Pyrus cordata*, *Crataegus monogyna*, *Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana*, entre las arbóreas-leñosas, *Erica arborea*, *E. cinerea*, *E. tetralis*, *Ulex gallii*, *U. europaeus*, *Vaccinium myrtillis*, *Rubus* sp., *Chamaespartium tridentatum*, *Calluna vulgaris*, *Daboecia cantábrica*, *Ilex aquifolium*, entre las arbustivas, y en el grupo de las herbáceas abundan *Pteridium aquilinum*, *Culcita macrocarpa*, *Dryopteris* sp., *Hedera helix*, *Asphodelus Albus*, *Agrostis gr. capillaris*, *Achillea millefolium*, *Anthoxanthum* sp., *Actaea spicata*, *Monotropa hypopitys*, *Hypericum* sp., *Allium* sp., *Galium* sp., junto con *Sphagnum* sp, *Usnea* sp. y diversos taxones fúngicos.

## 3.2. METODOLOGÍA

### 3.2.1. DISEÑO EXPERIMENTAL

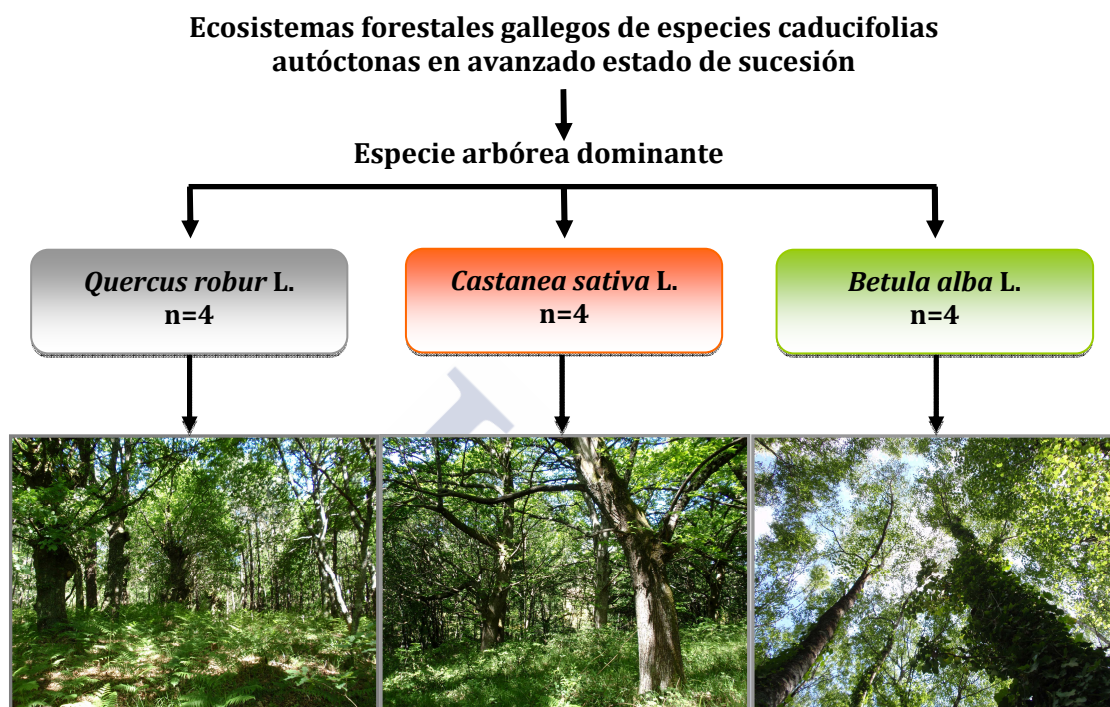
Para alcanzar los objetivos planteados y validar o rechazar las hipótesis de partida propuestas, se han establecido dos diseños experimentales diferentes:

#### ❖ EXPERIENCIA A:

Se seleccionaron bosques naturales maduros con el fin de evaluar las posibles diferencias en el secuestro de C en el suelo en ecosistemas con diferentes especies arbóreas gallegas caducifolias.

Para ello, se eligieron bosques caducifolios autóctonos de edades avanzadas (50 años para abedules y más de 100 para robles y castaños), donde la especie forestal dominante es *Q. robur* (4 bosques), *C. sativa* (4) o *B. alba* (4), constituyendo un total de 12 parcelas localizadas en Lugo, Ourense y Pontevedra, todas ellas sobre rocas ácidas y con características edáficas y bioclimáticas similares (Figura 14).





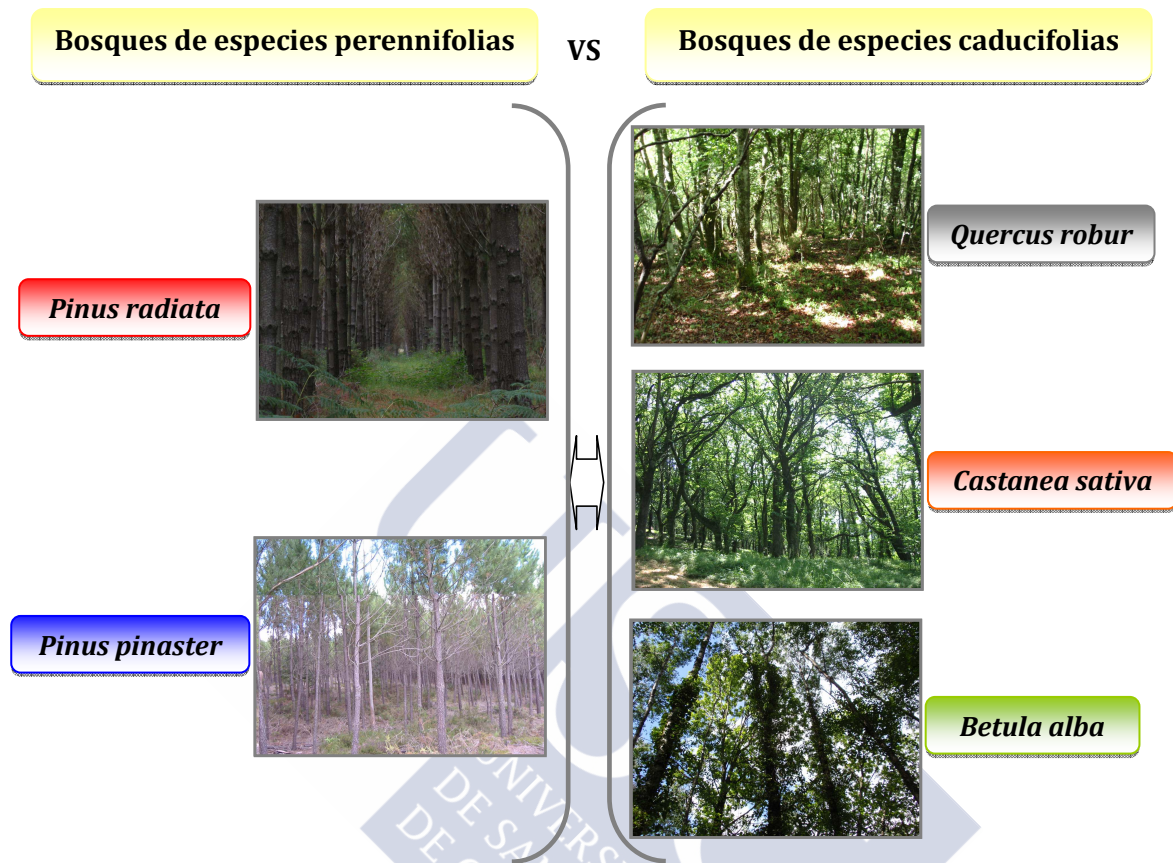
**Figura 14.** Representación esquemática de los 12 bosques seleccionados para llevar a cabo la primera parte de la investigación propuesta.

#### ❖ EXPERIENCIA B:

Se compararon los bosques de especies caducifolias estudiados en el apartado anterior (Experiencia A) con bosques de especies perennifolias para evaluar las posibles diferencias en cuanto la capacidad de secuestro de C en el suelo entre ambos grupos.

Así, se consideraron en este caso los ecosistemas anteriormente estudiados junto con plantaciones forestales de especies perennifolias típicamente usadas en Galicia para la reforestación: bosques de *P. radiata* D. Don (3 parcelas) o *P. pinaster* Ait. (3 parcelas) localizadas en las provincias de Ourense y Lugo, respectivamente (Fig. 15).





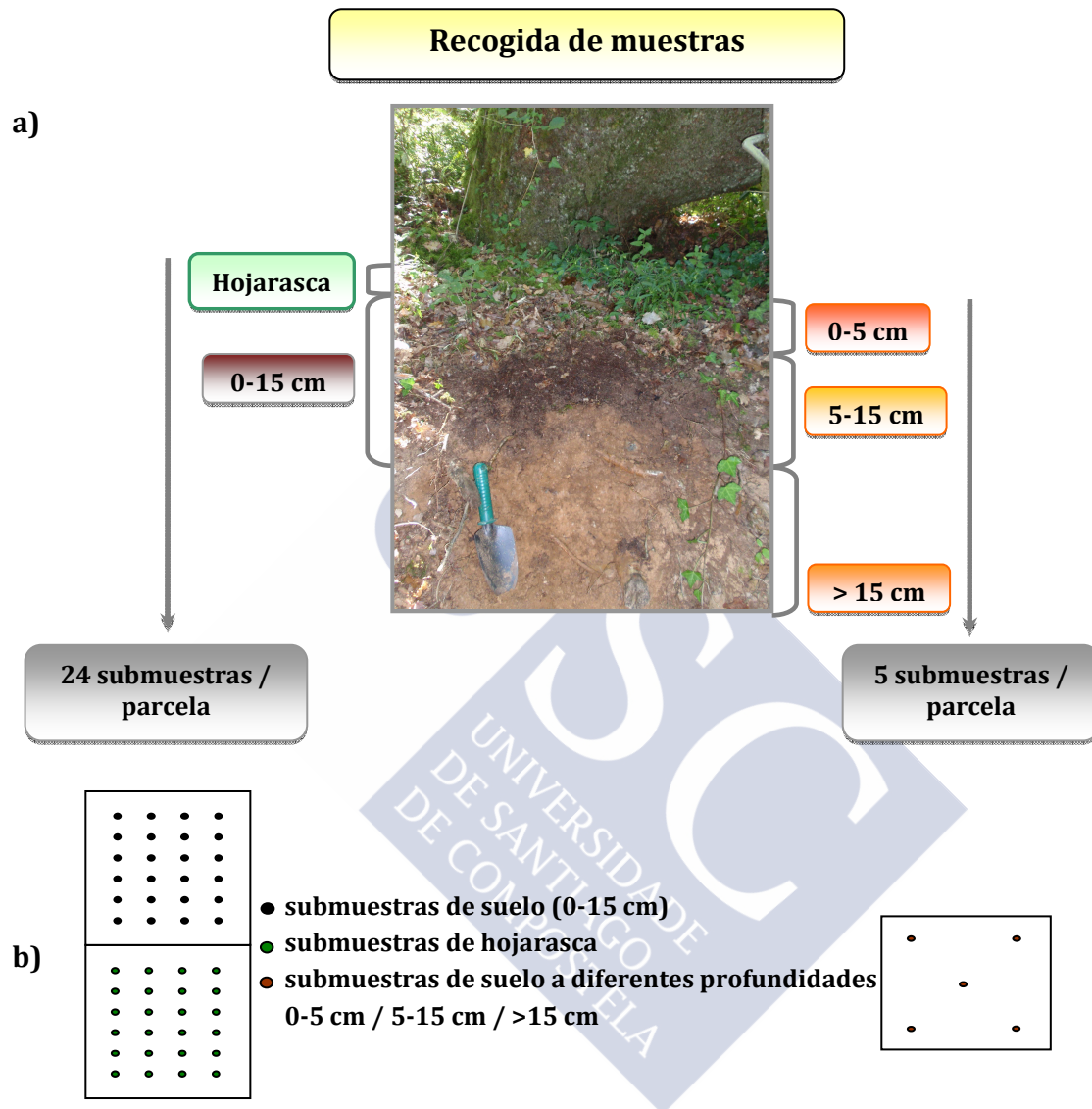
**Figura 15.** Tipos de bosques seleccionados para llevar a cabo la segunda parte del estudio propuesto, a la izquierda las plantaciones forestales de perennifolias y a la derecha los bosques de caducifolias descritos en la experiencia A.

### 3.2.2. CARACTERIZACIÓN GENERAL DEL SUELO Y DE LA HOJARASCA

#### 3.2.2.1. Recogida y preparación de muestras

Sobre parcelas fijas de alrededor de 900 m<sup>2</sup> (superficie media de 863±252 m<sup>2</sup>) establecidas en cada uno de los ecosistemas forestales seleccionados se recogieron, siguiendo una distribución regular, muestras representativas de hojarasca y suelo durante la estación invernal.

En las figuras 16a y 16b aparece resumido el proceso de recogida de las diferentes muestras.



**Figura 16.** Esquema explicativo del proceso de recogida de muestras en cada uno de los ecosistemas forestales estudiados: (a) número de submuestras y (b) distribución de las diferentes submuestras.

#### ⇒ TOMA DE MUESTRAS DE SUELOS

En cada una de las parcelas se tomaron 24 submuestras depositada (4 filas x 6 columnas) de la parte superior del suelo (primeros 15 cm) de cada una de las parcelas estudiadas, una vez retirados los restos de la hojarasca, para combinar en una única muestra representativa de las mismas. Se tomaron en los 4 extremos y en el centro de cada parcela 5 submuestras de suelo a distintas profundidades a lo largo del perfil

edáfico (0-5, 5-15 y >15cm). Cada una de esas 5 submuestras constituyó una muestra representativa de cada profundidad y parcela.

Las muestras de suelo fueron tamizadas (2 mm) y cuidadosamente homogeneizadas. Una parte fue guardada en cámara fría (después de un ligero secado al aire cuando su humedad superaba el 75% de la capacidad de campo) a -18 °C hasta el momento de comenzar los estudios respirométricos para la determinación de la actividad mineralizadores de la materia orgánica, y el resto se dejó secar al aire (Fig. 17) para llevar a cabo el análisis de los diferentes parámetros edáficos.

Todos los resultados fueron expresados como media de al menos 3 réplicas y referidos a peso seco en estufa (105 °C) hasta peso constante.

**Figura 17.** Secado de las muestras de suelo y material vegetal de los ecosistemas forestales seleccionados.



#### ⇒ TOMA DE MUESTRAS DE HOJARASCA

Siguiendo el mismo procedimiento de muestreo que con el suelo (4 filas x 6 columnas) se tomaron 24 submuestras de la hojarasca depositada en cada una de las parcelas constituyendo con ellas una muestra representativa para cada parcela forestal estudiada. Este material, después de su secado al aire, fue triturado y homogeneizado hasta conseguir una muestra uniforme y de un tamaño de partícula de  $\leq 2$  mm. Una parte fue guardada en oscuridad hasta el comienzo de los estudios biodegradativos en cámaras de incubación y otra fue utilizada para el análisis de sus propiedades químicas.

### 3.2.2.2. *Análisis de las propiedades generales*

#### ⇒ SUELO

Para la caracterización general de los diferentes suelos, a partir de las muestras secadas al aire se realizaron los análisis físico-químicos que aparecen brevemente descritos a continuación:

- El **pH** de los suelos fue determinado mediante potenciometría en suspensiones de suelo seco al aire en H<sub>2</sub>O, en KCl 1*N* o en una solución de *p*-nitrofenol-acetato cálcico, utilizando una relación suelo-solución de 1:2,5 (p:v). A partir de los valores obtenidos se calculó el **índice de amortiguación del suelo (β)** mediante la fórmula:

$$\beta = [10 (7,0 - \text{pH}_{p\text{-nitrofenol}})] / (7,0 - \text{pH}_{\text{KCl}})$$

donde: pH<sub>p-nitrofenol</sub> es el pH del suelo en *p*-nitrofenol-acetato cálcico y pH<sub>KCl</sub> es el pH del suelo en una solución de KCl 1*N*.

- La **capacidad de campo** (C.C.) fue determinada como la humedad retenida por el suelo después de ser saturado en agua y sometido a presión de pF 2 (10 kPa) en un extractor de presión-membrana de Richard (Gutián y Carballas, 1976) con regulador diferencial de mercurio.
- El **C total** fue determinado en un Carmhograph 12 (Whostoff OHG, Bochum, Alemania) por combustión seca de la muestra en un primer horno a una temperatura de 900 °C, con el paso posterior de los gases de salida por un segundo horno, a 400 °C, provisto de un catalizador (CuO) para la transformación de CO en CO<sub>2</sub>, y la subsiguiente determinación del CO<sub>2</sub> total desprendido, atrapado en una disolución de NaOH *N*/40, por diferencia de conductividad con un patrón de referencia.
- El **N total** fue cuantificado mediante digestión Kjeldahl utilizando el método desarrollado por Bremmer (1965b). Se realizó una digestión de 1 g de suelo, seco al aire y molido, con 7 ml de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentrado usando 1,5 g de una mezcla catalizadora (80 g de K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> para elevar el punto de ebullición del H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 20 g de CuSO<sub>4</sub> anhidro y 2 g de selenio en polvo como catalizadores), en un digestor Büchi 430 (Büchi Laboratoriums-Technick AG, Suiza). El NH<sub>3</sub> de las muestras digeridas se destiló por arrastre en corriente de vapor, durante 4 minutos, tras la adición de 25 ml de NaOH al 40 % para neutralizar el H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> y elevar el pH a 13. El NH<sub>3</sub> destilado se recogió en una solución de 10 ml de H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> al 2 % y 50 ml de H<sub>2</sub>O (Bremmer, 1965a) y se valoró adicionando HCl 0,05*N* hasta pH 4,10,

controlando el proceso con un electrodo de vidrio. La destilación se llevó a cabo en un destilador Büchi Kjelflex K-360 (BÜCHI Labortechnik AG, Suiza) y la valoración con un valorador Metrohm 682 (Metrohm, Ltd, Suiza).

- El **P disponible**, extraído mediante el método descrito por Olsen *et al.* (1954) con una solución 0,5M de NaHCO<sub>3</sub> ajustada a pH 8,5, fue determinado colorimétricamente a una longitud de onda de 882 nm (espectrofotómetro DU-64, Beckman) utilizando el método descrito por Murphy y Riley (1962).
- Los **cationes básicos** (Ca, Mg, Na, K) y el **Al intercambiable** fueron determinados utilizando NH<sub>4</sub>Cl 1M (Peech *et al.*, 1947) y KCl 1M (Pratt y Bair 1961) respectivamente, y cuantificados posteriormente mediante espectrometría de emisión óptica con plasma (flujo de argón) de acoplamiento inductivo (ICP-OES). La suma de cationes básicos y el Al fue utilizada para estimar la **capacidad de intercambio catiónica efectiva** (C.I.C.e) (Kamprath 1970) mediante la fórmula:

$$CICe = Ca^{2+} + Mg^{2+} + Na^{+} + K^{+} + Al^{3+}$$

El **grado de saturación de bases (SB)** se calculó mediante la siguiente expresión:

$$SB = 100 \times S \text{ (suma de bases)} / CICe$$

- **Óxidos de Al y Fe amorfos o microcristalinos** fueron extraídos con el reactivo combinado de Tamm (ácido oxálico y oxalato amónico) e hidrosulfito sódico (Gutián y Carballas, 1976) y medidos posteriormente mediante espectrometría de emisión óptica con plasma (flujo de argón) de acoplamiento inductivo (ICP-OES).
- El **análisis granulométrico** se llevó a cabo sobre la fracción < 2 mm del suelo mediante el uso de pipeta Robinson y siguiendo el método propuesto por Gutián y Carballas (1976), utilizando la separación de fracciones por tamaños según el sistema americano (FAO, 1988). Tras la destrucción de la materia orgánica con H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y la dispersión de las partículas minerales con

hexametafosfato sódico y carbonato sódico (Calgón), se separaron las diferentes fracciones mediante una batería de tamices y pipeta Robinson. Las fracciones separadas se clasificaron, según su tamaño y siguiendo la división de Attenberg, en *arena gruesa* (2 mm-0,2 mm), *arena fina* (0,2 mm-0,02 mm), *limo* (0,02 mm-0,002 mm) y *arcilla* (<0,002 mm).

#### ⇒ HOJARASCA

El material vegetal recogido de cada uno de los rodales, una vez secado al aire y procesado, fue utilizado para llevar a cabo los análisis de las propiedades químicas, que se detallan a continuación:

- El **C total** fue determinado siguiendo el mismo procedimiento utilizado en las muestras de suelo mediante combustión seca en un Carmhograph 12 (Whostoff OHG, Bochum, Alemania) con un primer y segundo horno a 900 y 400 °C, respectivamente, cuantificando el subsiguiente CO<sub>2</sub> liberado por conductividad en una solución de NaOH N/40.
- El **N total** se cuantificó mediante digestión Kjeldahl siguiendo la misma metodología aplicada a las muestras de suelo (Bremmer, 1965a, b).

### 3.2.3. ESTUDIO DE LA MATERIA ORGÁNICA

#### 3.2.3.1. Ensayos de laboratorio

##### 3.2.3.1.1. Determinación del carbono total

El contenido de C, tanto del material vegetal como del suelo (primeros 15 cm y a lo largo del perfil edáfico), fue cuantificado mediante la metodología anteriormente explicada, mientras que la estimación de la cantidad de C orgánico acumulado en la capa superficial del suelo (COS, expresado como Mg C ha<sup>-1</sup>) fue obtenida considerando la densidad aparente de los primeros 15 cm y calculada según la siguiente ecuación descrita por Bravo *et al.* (2007):

$$\text{COS (Mg C ha}^{-1}\text{)} = \text{COS (g C kg}^{-1}\text{)} \times l \text{ (m)} \times \rho_b \text{ (Mg m}^{-3}\text{)} \times 10 \quad (\text{Ec. 1})$$



donde COS es el C orgánico del suelo,  $l$  es la profundidad o grosor de la capa de suelo (m), y  $\rho_b$  es la densidad aparente del suelo ( $\text{Mg m}^{-3}$ ), esta última determinada según la fórmula propuesta por Honeysett y Ratkowski (1989):  $\rho_b = 1,801 - 0,397\ln(1,724C)$ ; donde  $C$  es la concentración de C en el suelo.

### **3.2.3.1.2. Estudio de la composición química de la materia orgánica**

#### **3.2.3.1.2.1. Estudios basados en técnicas de Resonancia Magnética Nuclear**

La evaluación de los principales grupos funcionales que constituyen la materia orgánica se llevó a cabo mediante técnicas de espectroscopía de resonancia magnética nuclear de  $^{13}\text{C}$  en estado sólido por polarización cruzada combinada con rotación en el ángulo mágico, más conocidas como  $^{13}\text{C}$  CP/MAS NMR por sus siglas en inglés, en un espectrómetro Varian INOVA-750 de 17.6 T equipado con una sonda T3 (Varian, Inc, USA) para determinaciones en estado sólido. Los espectros obtenidos fueron procesados y analizados con el software Mestre-C (versión 7.1.1-9649, Mestrelab Research Inc., España, 2012). Para la determinación de la distribución de los distintos grupos funcionales del C se usó como referencia la señal del grupo metileno del adamantano a 28.92 ppm. Los parámetros de operatividad fueron los mismos para todas las muestras y los análisis se llevaron a cabo bajo las siguientes condiciones: tiempo de contacto = 1 ms, retardo = 2 s, número de scans = ca. 10000-35000 y velocidad = 20 kHz.

Mediante esta técnica se analizó tanto el material vegetal como la capa correspondiente a los 5 cm superiores de los suelos de los diferentes tipos de ecosistemas estudiados, obviando las capas edáficas más profundas dado que es imprescindible un contenido en C total suficientemente alto para garantizar una buena resolución de los espectros resultantes.

Para obtener la distribución porcentual de los diferentes grupos funcionales que componen la materia orgánica de cada una de las muestras analizadas mediante esta técnica se integraron las siguientes regiones del espectro correspondientes a los diferentes tipos de C que fueron expresadas como un porcentaje de la totalidad del área

espectral: 0–45 ppm (grupos alifáticos no sustituidos), 45–65 ppm (*N*-alquilo y grupos metoxilo), 65–95 ppm (*O*-alquilo), 95–112 ppm (acetales), 112–140 ppm (grupos aromáticos no sustituidos, grupo alquil aromático sustituido y grupo fenólico), 140–160 ppm (C aromático y fenólico con sustituyentes de tipo alquílico) y 160–220 ppm (C carbonílico en amidas, cetonas, aldehídos y ácidos carboxílicos), y se expresaron como porcentaje del área total del espectro, tal como describen Fernandez *et al.* (2003).

A partir de la diferente distribución porcentual de los distintos grupos funcionales que constituyen la materia orgánica se determinaron el **índice de polaridad** (IP), como la relación entre grupos polares y apolares, obteniendo una estimación de la hidrofilicidad de la materia orgánica edáfica (Knicker *et al.* 2006), y el **porcentaje de aromaticidad** (A), habitualmente utilizado como indicador de la humificación de la materia orgánica edáfica (Dai *et al.*, 2001; Kavdir *et al.* 2005) de acuerdo con las siguientes fórmulas:

IP = grupos polares [45–112 ppm + 160–220 ppm] / grupos apolares [0–45 ppm + 112–160 ppm]

A = (C<sub>aromático</sub> + C<sub>fenólico</sub>) / (C<sub>aromático</sub> + C<sub>fenólico</sub> + C<sub>alifático</sub> + C<sub>N-alquil</sub> + C<sub>O-alquil</sub> + C<sub>acetal</sub>) × 100

Además del IP y el porcentaje de aromaticidad, se determinó la **relación entre Califático / C O-alquílico** (ID) como un índice del grado de descomposición del sustrato (Kögel-Knabner, 1997).

#### 3.2.3.1.2.2. Estudios isotópicos

Para el estudio de la composición isotópica de la materia orgánica edáfica y de los aportes orgánicos que reciben los suelos de los distintos ecosistemas, se utilizó un espectrómetro de masas ThermoFinnigan DeltaPlus acoplado a un analizador elemental Flash EA 1112. El valor de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) de las muestras fue calculado mediante la ecuación basada en la desviación de la relación  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  respecto al estándar de referencia (VPDB, Vienna Pee Dee Belemnite):

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 10^3 \quad (\text{Ec. 2})$$

donde  $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$



### 3.2.3.1.3. Dinámica de mineralización del carbono

#### 3.2.3.1.3.1. Estudios respirométricos del suelo

El estudio respirométrico de la capacidad de mineralización potencial de la material orgánica edáfica fue llevado a cabo en laboratorio mediante incubaciones aeróbicas de larga duración bajo condiciones óptimas para la actividad microbiana a través de medidas periódicas del  $\text{CO}_2$  producido durante los procesos biodegradativos de las muestras de suelo fresco. Para cada una de las parcelas se tomaron 5 réplicas de una cantidad equivalente a 50 g de suelo seco y se introdujeron en matraces Erlenmeyers de 500 ml, manteniéndose a  $28^\circ \text{C}$  y al 75 % de la capacidad de campo durante 3 meses en baños de incubación termostataados (Fig. 18). La atmósfera de los Erlenmeyers fue periódicamente renovada (cada día, cada 2 días o cada semana dependiendo de la concentración de  $\text{CO}_2$ ) con aire humidificado libre de  $\text{CO}_2$ , y el  $\text{CO}_2$  liberado se atrapó como  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  mediante burbujeo durante 2 h en 40 ml  $\text{NaOH}$  2N. Después de la precipitación del  $\text{CO}_3^{2-}$  con  $\text{BaCl}_2$ , el remanente de  $\text{NaOH}$  se titró contra  $\text{HCl}$  0,2N (Metrohm 736, GP Titrimo, Herisau-Suiza). El  $\text{CO}_2$  se cuantificó por diferencia utilizando viales vacíos como controles. La mineralización potencial de la materia orgánica edáfica fue expresada de acuerdo a los siguientes índices de mineralización:

- **C mineralizado:** g de  $\text{CO}_2\text{-C}$  liberado por kg de suelo seco
- **Coefficiente de mineralización del C:** porcentaje de C total ( $C_{\text{mineralizado}} / C_{\text{total}} \times 100$ )

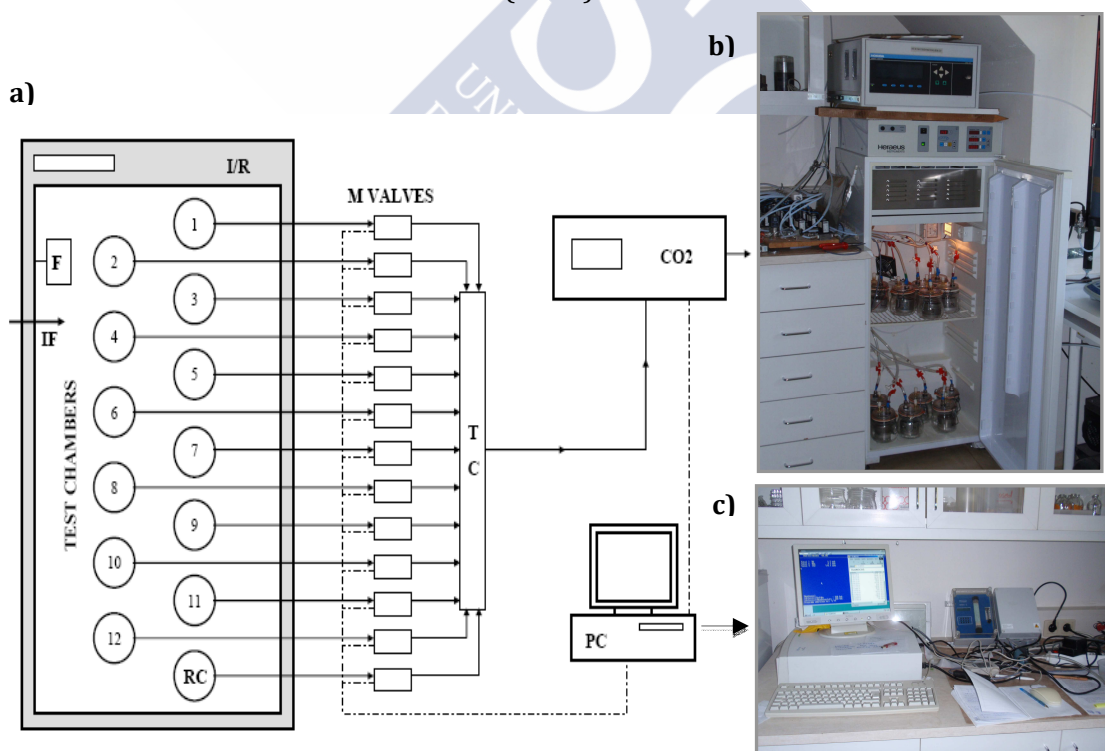


**Figura 18.** Sistema de incubación, a temperatura constante ( $28^\circ \text{C}$ ) y en condiciones de humedad controladas (75% de la capacidad de campo), utilizado en las experiencias de respirometría.

### 3.2.3.1.3.2. Determinación del coeficiente térmico $Q_{10}$

Para evaluar la influencia de la temperatura sobre la respiración edáfica de cada una de las parcelas estudiadas, se llevaron a cabo incubaciones de suelo a diferentes temperaturas con el fin de cuantificar el valor de  $Q_{10}$ , definido como el aumento de la tasa de respiración edáfica al aumentar la temperatura 10 °C (Fang y Moncrieff, 2001; Lavigne *et al.*, 2004) y que permite predecir el grado de respuesta de los microorganismos ante cambios de temperatura.

Para ello, se incubaron muestras de suelo correspondientes a los primeros 15 cm por triplicado (3 réplicas por parcela) a 5, 10, 15, 20 y 25 °C de temperatura y ajustadas a una humedad específica (75 % de la capacidad de campo) mediante el sistema de incubación y medida automática para laboratorio que se observa en la figura 19, construido de acuerdo con Hotermann (1996).



**Figura 19.** Sistema de incubación y medición de las emisiones de CO<sub>2</sub>, (a) Esquema del sistema de respiración, sensor (CO<sub>2</sub>), PC, válvulas electromagnéticas (M Valves), colector de teflón (TC), ventilador (F), entrada de aire (IF), cámaras de medición (números), cámara de referencia (RC) e incubadora (I/R) y (b) sistema de incubación en cámara controlada y (c) equipo analógico acoplado. Fuente: Schindlbacher *et al.*, 2004.

El sistema de medida consta de 13 recipientes adaptados como cámaras de respiración (12 recipientes fueron llenados con muestras de suelo y otro se mantuvo vacío sirviendo como cámara de referencia control), situados en una incubadora a temperatura controlada y conectados a un analizador de CO<sub>2</sub> por infrarrojos (PP Systems WMA-2, Amesbury, MA, EEUU).

Las muestras fueron incubadas a cada una de las temperaturas arriba mencionadas durante 9 horas, a lo largo de las cuales se realizaron medidas continuas del CO<sub>2</sub> liberado, calculando el flujo de este gas de acuerdo con Schindlbacher *et al.* (2004). La temperatura inicial fue de 5 °C, incrementándose en etapas de 5 en 5 °C hasta un máximo de 25 °C, mientras que la humedad de las muestras se controló diariamente y las posibles pérdidas producidas por evaporación se corrigieron añadiendo agua desionizada a la superficie de cada muestra.

Los valores de CO<sub>2</sub>-C obtenidos mediante las incubaciones de suelo a diferentes temperaturas se ajustaron al modelo exponencial propuesto por Arrhenius (1889) y recogido por Fang y Moncrieff (2001), determinándose el valor de Q<sub>10</sub> mediante la fórmula:

$$RS = a \cdot e^{bT} \quad (Ec. 3)$$

$$Q_{10} = e^{10b}$$

donde RS es el rango de respiración monitorizado expresado en µmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, T, es la temperatura del suelo en °C, a, la respiración basal a temperatura 0 °C y b, un parámetro relacionado con la sensibilidad de la respiración edáfica a la temperatura.

### 3.2.3.1.3.3. Estudios biodegradativos de hojarasca

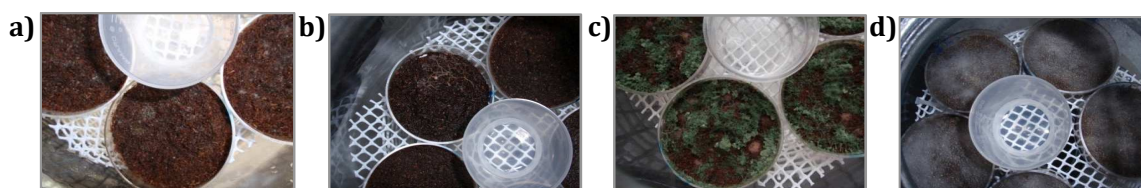
Para el estudio de la biodegradabilidad de los aportes orgánicos y su permanencia media en las reservas estables de C se llevaron a cabo incubaciones aeróbicas de hojarasca de larga duración (1 año) bajo condiciones controladas de Tª y humedad, óptimas para la mineralización (28 °C y 80 % humedad), realizando medidas periódicas del CO<sub>2</sub> producido durante el proceso biodegradativo.

Para cada parcela se tomaron por duplicado 10 g de muestra que se distribuyeron en 5 placas con el fondo recubierto con filtro de microfibra de vidrio (Whatman GF/D), tras ajustar la humedad de las muestras al 80 % de su peso seco. Estas muestras fueron depositadas en el interior de recipientes de vidrio herméticos de 4L de capacidad (5 placas por recipiente) e incubadas bajo condiciones aeróbicas y se mantuvieron a 28 °C en estufas de incubación de gran capacidad (Selecta ®), equipadas con filtros de aire. El CO<sub>2</sub>-C liberado durante el proceso biodegradativo fue periódicamente medido mediante un analizador de gases por infrarrojos (7000FM-GFC, Signal Group Ltd, Surrey, Inglaterra) (Fig. 20). La atmósfera de los recipientes de vidrio fue renovada periódicamente (cada día, cada 2 días o cada semana, dependiendo de la concentración de CO<sub>2</sub>) para evitar condiciones de anaerobiosis durante el experimento.



**Figura 20.** Analizador de CO<sub>2</sub> por infrarrojos utilizado para monitorizar las emisiones de CO<sub>2</sub> procedentes de la biodegradación de la hojarasca. Botes de incubación y sistema de toma de gases.

Para cuantificar las variaciones en los contenidos de C y N, la composición isotópica  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , así como las pérdidas de peso que tuvieron lugar a lo largo del proceso biodegradativo, en cada una de las muestras se llevó a cabo un seguimiento de dichas variaciones a diferentes tiempos o momentos de la incubación, esto es, para T<sub>1</sub>:1 mes, T<sub>2</sub>:6 meses y T<sub>3</sub>:1 año (Fig. 21).



**Figura 21.** Placas con las muestras de hojarasca de los diferentes bosques durante el proceso biodegradativo a) abedules, b) robles, c) pinos , d) castaños.

La descomposición de la hojarasca se expresó de acuerdo a los siguientes índices de biodegradabilidad:

- **C mineralizado ( $C_{min_h}$ ):** g de  $CO_2$ -C liberado por kg de hojarasca seca
- **Coeficiente de mineralización del C ( $Coef_{min_h}$ ):**  $C_{min_h} / C_{total} \cdot 100$

### 3.2.3.2. Ensayos de campo

#### 3.2.3.2.1. Monitorización de la temperatura edáfica

Simultáneamente a las determinaciones estacionales de  $CO_2$ , en cada punto de medida se introdujo en el suelo, a una profundidad de 10 cm, un termómetro (Hanna Instruments) para registrar la temperatura sub-superficial de suelo.

#### 3.2.3.2.2. Determinación de los flujos edáficos de $CO_2$ in situ

Para cuantificar la liberación edáfica de  $CO_2$  en condiciones naturales se realizaron en cada uno de los bosques seleccionados medidas estacionales de las emisiones de este gas, como mínimo durante dos años completos, con un analizador portátil de infrarrojos (Fig. 22) con cámara de respiración (EGM-4, PP Systems, Hitchin, Reino Unido) y expresada la cantidad de  $CO_2$  como  $g\ CO_2\ m^{-2}\ h^{-1}$ . La campana de respiración (SRC-1; PP Systems) está equipada con un ventilador para asegurar una mezcla adecuada del aire dentro de la cámara y evitar que las diferencias de presión afecten a la liberación del  $CO_2$  del suelo. Una vez retirada la hojarasca y la vegetación superficial existente, para permitir un contacto óptimo entre el suelo forestal y la campana de respiración, en cada una de las parcelas se realizaron 24 determinaciones puntuales siguiendo un patrón rectangular (4 filas x 6 columnas) que se repitieron



periódicamente durante las 4 estaciones del año, con el fin de cuantificar las variaciones estacionales de la liberación de este gas a la atmósfera. La cámara se situó sobre el suelo a una profundidad de 1-2 cm y el gas fue absorbido por la cámara y dirigido al analizador, obteniendo una medida de flujo de CO<sub>2</sub> liberado por el suelo junto con el contenido en humedad del aire que está entrando en la cámara. Para la estimación de los datos monitorizados se utilizó un ajuste lineal.



**Figura 22.** Analizador portátil de CO<sub>2</sub> EGM-4

#### **3.2.3.2.3. Determinación del coeficiente térmico $Q_{10}$**

Al igual que se procedió en el apartado 3.2.3.1.3.2., los valores de CO<sub>2</sub> obtenidos mediante las determinaciones en campo de los flujos edáficos de este gas a la atmósfera procedentes de los suelos forestales estudiados se ajustaron a una ecuación exponencial (Fang y Montecreiff, 2001) con el objetivo de obtener una estimación del parámetro  $Q_{10}$  a través de la expresión:

$$\begin{aligned} RS &= a \cdot e^{bT} \\ Q_{10} &= e^{10b} \end{aligned} \tag{Ec. 3}$$

siendo RS el rango de respiración monitorizado expresado en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , T, la temperatura del suelo en  $^{\circ}\text{C}$ , a, la respiración basal a temperatura  $0^{\circ}\text{C}$  y b, un parámetro relacionado con la sensibilidad de la respiración edáfica a la temperatura.

### **3.2.4. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS RESULTADOS**

Los datos de las tablas y figuras que se exponen en este trabajo representan en cada caso, salvo que se haya especificado lo contrario, el valor medio de las distintas réplicas (3, 4 o 5) que se utilizaron en cada determinación. La desviación estándar (DE) aparece reflejada en dichas tablas. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa SPSS 21.0 para Windows (SPSS Inc.2012) o R i386 3.0.3. (The R Foundation for Statistical Computing, 2014).

#### **3.2.4.1. Análisis de correlaciones**

Para cuantificar la relación entre las distintas variables estudiadas en el presente trabajo, con los valores medios de cada determinación se realizaron análisis de correlación lineal, obteniéndose las matrices de coeficientes de correlación de Pearson a niveles de significación de  $P \leq 0,05$  y  $P \leq 0,01$ , tanto para cada parcela como para el conjunto de las muestras de todos los suelos estudiados.

#### **3.2.4.2. Criterio del $\chi^2$**

Los resultados de la distribución porcentual de los distintos grupos funcionales determinados mediante  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR por integración del espectro obtenido tanto para la hojarasca como para los 5 cm superiores del suelo de los ecosistemas forestales estudiados fueron analizados mediante test no paramétricos (chi-cuadrado,  $\chi^2$ , intervalo de confianza 95 % o  $P=0,05$ ) utilizando el programa R i386 3.0.3. (The R Foundation for Statistical Computing, 2014).

#### **3.2.4.3. Análisis de varianza**

El método utilizado para testificar la homogeneidad o heterogeneidad de un conjunto de muestras fue el análisis de varianza debido a Fisher. Se aplicaron análisis de varianza a los valores acumulados de  $\text{CO}_2$  obtenidos al final de la incubación en las experiencias de mineralización de la materia orgánica correspondientes a los distintos ecosistemas, así como al resto de los parámetros de caracterización del suelo y la hojarasca y a las

emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> obtenidas en las distintas estaciones durante los años de estudio, con el fin de evaluar estadísticamente las diferencias entre las muestras estudiadas. Cuando las variaciones entre muestras sólo podían atribuirse a la influencia de un único factor, como la especie forestal, se aplicó un ANOVA de una vía, y en el caso de la influencia de dos o más factores (tipo material de partida, altitud, profundidad de suelo) se utilizaron ANOVAS de dos y tres vías con el propósito de evaluar independientemente la influencia de cada uno de estos factores y su interacción mutua, utilizando para el cálculo de significación la diferencia mínima significativa (D.M.S.).

#### **3.2.4.4. Análisis de componentes principales**

Dado el gran volumen de datos obtenidos y la dificultad de su interpretación por métodos de correlación simple, se aplicó un método estadístico que permitiera resumirlos de modo que la pérdida de información fuera mínima y conocida. El método de análisis multifactorial utilizado, conocido como Análisis de Componentes Principales (ACP), con rotación varimax, del programa SPSS para Windows (versión 21.0), permite destacar los componentes o direcciones de variación independientes y eliminar la mayor parte de la información redundante. Normalmente, con los cinco primeros ejes se absorbe un porcentaje de varianza superior o cercano al 70 % y esto permite reducir el espacio inicial de  $n$  dimensiones (tantas como variables) a un espacio de cinco dimensiones o incluso menos, si la varianza explicada por los primeros ejes es suficiente. La situación ideal para cada variable es que su factor de carga o asociación sea elevada para un componente y baja para los restantes (Cabaneiro *et al.*, 2008).

Se procesaron por este método matrices de datos con las variables obtenidas en el laboratorio (características generales, composición de la materia orgánica, índices de mineralización del C, etc.) junto con las determinadas en el campo, como las emisiones de CO<sub>2</sub> *in situ* o la temperatura edáfica, considerando la totalidad de las parcelas estudiadas y obteniendo así una matriz general de correlaciones.



#### **3.2.4.5. Análisis de clasificación jerárquica**

Otro de los métodos estadísticos de análisis multivariante utilizado en este estudio fue el análisis de clasificación jerárquica o análisis de “cluster” del programa SPSS para Windows (versión 21.0). Este método se aplicó a los valores estandarizados de las variables según la expresión:  $(x_i - X_{i-j}) / DE_{i-j}$  donde  $x_i$  es el valor de la variable,  $X_{i-j}$  el valor medio de la variable y  $DE_{i-j}$  la desviación estándar. El método elegido fue el del promedio entre grupos y el criterio de similitud utilizado fue el cuadrado de la distancia euclídea. Los resultados de este tipo de análisis se presentan gráficamente mediante dendrogramas (que indican, en forma de árbol lógico, el proceso de formación de los grupos). El dendrograma también muestra la distancia a la que se ha producido la unión y aparece dimensionada según la distancia máxima, que toma siempre el valor de 25.

#### **3.2.4.6. Modelos de regresión multilineal**

Con el objetivo de encontrar el modelo que mejor defina la liberación edáfica de CO<sub>2</sub> de los distintos tipos de ecosistemas estudiados, se ensayaron diferentes modelos de regresión lineal múltiple utilizando como variables dependientes los índices de mineralización del C obtenidos mediante las experiencias respirométricas de laboratorio y de campo y como variables explicativas los parámetros analizados para caracterizar la composición y biodegradabilidad de la materia orgánica de los suelos y la hojarasca procedentes de los ecosistemas forestales estudiados, además de variables ambientales como las relacionadas con las condiciones edafo-climáticas del periodo de estudio o la altitud. La corrección de la heteroscedasticidad se llevó a cabo por el método de mínimos cuadrados y la bondad del ajuste se evaluó con el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) corregido.

#### **3.2.4.7. Modelos cinéticos**

##### **⇒ BIODEGRADACIÓN DE SUELO**

Para cuantificar la cinética de mineralización de la materia orgánica de las diferentes muestras de suelo, los valores acumulados de CO<sub>2</sub>-C liberado a lo largo del periodo de

incubación por cada una de estas muestras fueron ajustados a uno de los dos modelos cinéticos de primer orden que se exponen a continuación y que difieren en la hipótesis de partida:

- Modelo cinético *simple* propuesto por Stanford y Smith (1972). Este modelo considera que una parte de la reserva de C es activa ( $C_0$ ) y el resto estable, siendo  $C_0$  el límite cuando  $t \rightarrow \infty$ :

$$C_t = C_0 (1 - e^{-kt}) \quad (\text{Ec. 4})$$

donde  $C_t$  ( $\text{g C kg}^{-1}_{\text{ss}}$ ) es la cantidad acumulada de C liberado en el tiempo  $t$ ,  $C_0$  ( $\text{g C kg}^{-1}_{\text{ss}}$ ) es la cantidad de C potencialmente mineralizable y  $k$  ( $\text{d}^{-1}$ ) es la velocidad de mineralización instantánea.

- Modelo exponencial *doble* propuesto por Andrén y Paustian (1987). Este modelo explica la mineralización de la totalidad del C del suelo, considerando dos fracciones de distinta índole que se descomponen simultáneamente y de forma independiente, con diferente velocidad de mineralización:

$$C_t = C_0 (1 - e^{-kt}) + C_R (1 - e^{-ht}) \quad (\text{Ec. 5})$$

donde  $C_t$  es la cantidad acumulada de C liberado ( $\text{g C kg}^{-1}_{\text{s.s.}}$ ) en el tiempo  $t$  (días),  $C$  ( $\text{g kg}^{-1}_{\text{ss}}$ ) es la cantidad total de C presente en el suelo,  $C_0$ : C lábil ( $\text{g C kg}^{-1}_{\text{ss}}$ ) es la cantidad de C lábil con velocidad de mineralización instantánea  $k$  ( $\text{d}^{-1}$ ) y  $C_R$ : C recalcitrante ( $C - C_0$ ,  $\text{g C kg}^{-1}_{\text{ss}}$ ) es la cantidad de C recalcitrante con velocidad de mineralización instantánea  $h$  ( $h \cdot 10^{-4} \text{ d}^{-1}$ ), siendo el límite de C mineralizable cuando  $t \rightarrow \infty$  la cantidad total de C del suelo, tal y como describieron Cabaneiro *et al.* (2008).

El proceso de estimación no lineal de los parámetros se realizó con SPSS 21.0 (2012) para Windows ajustando los datos experimentales a los dos tipos de modelos. La convergencia se obtuvo por minimización iterativa de la suma de cuadrados residual. Para evitar errores en la estimación de los parámetros cinéticos de los modelos estudiados, lo que podría llevar a la falta de convergencia o bien a la obtención de una solución óptima local en vez de global, se siguieron los criterios y verificaciones

señaladas por Updegraff *et al.* (1995), de manera que únicamente se aceptaron las estimaciones finales de los parámetros cuando el modelo convergiese al mismo punto al utilizar valores iniciales sobrevalorados o infravalorados en un 50%.

Las cantidades acumuladas de C-CO<sub>2</sub> mineralizado por cada una de las muestras incubadas fueron ajustadas a las dos ecuaciones anteriormente descritas (Ec. 4 y Ec. 5), con el fin de determinar cuál de los dos modelos definía con mayor precisión la cinética de mineralización de la materia orgánica en estos suelos. Para ello se utilizó como indicador del ajuste el coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>), calculado mediante la suma de cuadrados del error. Dado que en todos los casos la ecuación del modelo exponencial doble (Ec. 5) fue la que presentó un mejor ajuste y parece el más adecuado a las características de la materia orgánica de los suelos gallegos, únicamente se incluyen en esta Memoria los parámetros cinéticos estimados mediante este modelo.

#### ⇒ BIODEGRADACIÓN DE HOJARASCA

Con el fin de evaluar la cinética de descomposición de la materia orgánica presente en las muestras de hojarasca seleccionadas, se ajustaron los valores de CO<sub>2</sub>-C liberados durante el proceso degradativo de las mismas a diferentes modelos cinéticos expuestos a continuación y que difieren en la hipótesis de partida:

➤ *Modelo exponencial simple* propuesto por Jenny *et al.* (1949) y elaborado por Olson (1963). Se trata de una ecuación cinética de primer orden, similar a la propuesta para suelos por Stanford y Smith (1972), que considera un único componente como el activo durante el proceso degradativo, con un rango de descomposición constante y donde todo el material es degradado a la misma velocidad. La fórmula fue reescrita por Wieder y Lang (1982):

$$\zeta_t = \zeta_0 (1 - e^{-\kappa t}) \quad (\text{Ec. 6})$$

donde  $\zeta_t$  es el C a tiempo  $t$ ,  $\zeta_0$  es el C inicial y  $\kappa$  es la constante de descomposición.

➤ *Modelo asintótico* propuesto por Wieder y Lang (1982), donde se considera la presencia en la hojarasca de una fracción que, teóricamente, no se llega a

descomponer, apoyándose en la existencia de determinadas fracciones de humus cuyas tasas de descomposición son virtualmente cero, a pesar de que no existe materia orgánica totalmente inalterable. La ecuación de este modelo sería:

$$C_t = C_0 e^{-\kappa t} + C_1 \quad (\text{Ec. 7})$$

donde  $C_t$  sería el C a tiempo  $t$ ,  $C_0$  el C inicial,  $C_1$  representa la fracción de la hojarasca resistente a la degradación y  $\kappa$  la velocidad de descomposición de la fracción activa.

➤ *Modelo exponencial doble*: desarrollado a partir del modelo simple, y similar al propuesto por Andrén y Paustian (1987) para suelos, considera el material inicial como heterogéneo y compuesto por dos tipos de fracciones de diferente naturaleza y velocidades de descomposición (Lousier y Parkinson 1978; Andrén y Paustian, 1987).

$$C_t = C_0 (1 - e^{-\kappa t}) + C_R (1 - e^{-\eta t}) \quad (\text{Ec. 8})$$

donde  $C_t$  es el C mineralizado a tiempo  $t$  y  $\kappa$  y  $\eta$  las constantes de descomposición para las distintas fracciones. La cantidad de cada fracción es dada por  $C_0$  y  $C_R$ , siendo  $C_0$  la fracción lábil (azúcares, almidones, proteínas) y  $C_R$ , calculada como  $(C - C_0)$ , la resistente (ligninas, celulosa, taninos, ceras). El componente más lábil presenta una tasa de descomposición mayor que la fracción resistente.

➤ *Modelo tripe*: propuesto por Couteaux *et al.* (1998) y que divide la hojarasca en tres componentes con distinta calidad y con diferentes rangos de descomposición, estimando separadamente las constantes de descomposición de cada uno. De esta forma es posible estimar los rangos de descomposición potencial para estados muy avanzados de degradación.

$$C_t = C_0 e^{-\kappa t} + C_1 e^{-\eta t} + C_2 e^{-p t} \quad (\text{Ec. 9})$$

donde  $C_t$  es el C mineralizado a tiempo  $t$  y  $\kappa$ ,  $\eta$  y  $p$  las velocidades de descomposición de las fracciones  $C_0$ ,  $C_1$  y  $C_2$  del material vegetal.

Los valores acumulados de C-CO<sub>2</sub> liberado por cada una de las muestras incubadas fueron ajustados a las ecuaciones anteriormente descritas con el fin de determinar cuál de los modelos definía con mayor precisión la cinética de mineralización de la materia orgánica presente en el material vegetal de los ecosistemas forestales seleccionados. Los ajustes se realizaron siguiendo el procedimiento de estimación de parámetros no lineal con el paquete estadístico SPSS 21.0 (2012) para Windows y la convergencia se obtuvo por minimización iterativa de la suma de cuadrados residual. De nuevo, con el fin de evitar posibles errores en la estimación de los parámetros cinéticos de estas ecuaciones debidos a la posible convergencia a un mínimo local, se siguieron los criterios y verificaciones señaladas por Updegraff *et al.* (1995), aceptando únicamente las estimaciones finales de los parámetros cuando la ecuación convergía al mismo punto al utilizar valores de partida sobrevalorados o infravalorados en un 50 %.

En todos los casos el modelo exponencial doble (Ec. 8), comúnmente utilizado para realizar ajustes a diferentes temperaturas y localizaciones geográficas, y recomendado para incubaciones de larga duración (más de 6 meses según Townsend *et al.*, 1997), fue el que mejor explicó los valores obtenidos ( $R^2 \geq 0,996$ ), por lo que únicamente se incluyen en esta Memoria los parámetros cinéticos estimados mediante este modelo.

#### 3.2.4.7.1. Tiempo de semi-vida

A partir de los modelos cinéticos obtenidos para explicar los procesos de mineralización de la materia orgánica tanto de los suelos como de la hojarasca de cada una de las parcelas incluidas en este estudio, se estimaron los *tiempos de semi-vida o vida media* como el tiempo requerido para que se descomponga el 50 % del C de las diferentes fracciones orgánicas ( $L$ , referido a la fracción orgánica lábil, y  $R$ , a la recalcitrante). Ya que para ambos casos, suelo y hojarasca, el modelo exponencial doble fue el que mejor se ajustó a los valores experimentales cuantificados, se utilizó éste para calcular los parámetros anteriormente citados mediante las fórmulas:

**Tiempo de vida media  $L$**   $= 0,693/k$  y  $0,693/\kappa$ , para la fracción lábil del C (Ec. 10)

**Tiempo de vida media  $R$**   $= 0,693/h$  y  $0,693/\eta$ , para la fracción recalcitrante del C (Ec. 11)

propuestas por Olson (1963) y utilizadas recientemente por Patricio *et al.* (2012), siendo  $k$  y  $h$  y  $\kappa$  y  $\eta$  las velocidades de descomposición de las fracciones lábil y recalcitrante de los suelos y hojarasca, respectivamente.

### 3.2.4.7.2. Tasa de renovación

Del mismo modo, se estimaron las *tasas de renovación* de las diferentes fracciones de la materia orgánica tanto de suelos como de hojarasca utilizando el modelo exponencial doble mediante las fórmulas que se muestran a continuación:

**Tasa de renovación  $L = 1/k$  y  $1/\kappa$**  de las fracciones lábil ( $L$ ) y recalcitrante ( $R$ ) **(Ec. 12)**

**Tasa de renovación  $R = 1/h$  y  $1/\eta$**  de la materia orgánica **(Ec. 13)**

también propuestas por Olson (1963) y utilizadas por Patricio *et al.* (2012), siendo  $k$  y  $h$  y  $\kappa$  y  $\eta$  las velocidades de descomposición de las fracciones lábil y recalcitrante del suelo y la hojarasca, respectivamente.

## 3.3 ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
a	respiración edáfica basal a temperatura 0°C
A	porcentaje de aromaticidad
ACP	análisis en Componentes Principales
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	óxidos de aluminio
Al <sup>3+</sup>	aluminio de cambio
b	parámetro relacionado con la sensibilidad de la respiración edáfica a la temperatura
C	carbono total
C.C.	capacidad de campo
C.I.C.e	capacidad de intercambio catiónica efectiva
C/N	relación carbono / nitrógeno del suelo
C/Nhoj	relación carbono / nitrógeno de la hojarasca
C <sub>0</sub>	carbono lábil del suelo
Ca <sup>2+</sup>	calcio de cambio
Cmin	carbono mineralizado por el suelo
Cmin <sub>h</sub>	carbono mineralizado por la hojarasca
Coefmin	coeficiente de mineralización del carbono del suelo
Coefmin <sub>h</sub>	coeficiente de mineralización del carbono de la hojarasca
C <sub>t</sub>	carbono liberado en el tiempo t referido al suelo
C <sub>R</sub>	carbono recalcitrante referido al suelo
DMS	diferencia mínima significativa
DE	desviación estándar

Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	óxidos de hierro
GEIs	gases de efecto inverdanero
h	horas
ha	hectáreas
<i>h</i>	velocidad instantánea de mineralización de la fracción recalcitrante de la materia orgánica edáfica
H	humedad del suelo
H <sup>+</sup>	hidrógeno de cambio
hs	hojarasca seca
ID	relación entre el C alquil / C O-alquil
IP	índice de polaridad
<i>k</i>	velocidad instantánea de mineralización de la fracción lábil de la materia orgánica edáfica
K <sup>+</sup>	potasio de cambio
<i>L</i>	fracción lábil
<i>M</i>	molaridad
<i>n</i>	número de variables
Mg <sup>2+</sup>	magnesio de cambio
<i>N</i>	normalidad
N	nitrógeno total
Na <sup>+</sup>	sodio de cambio
p	peso
P	precipitación
<i>P</i>	fósforo
<i>P</i>	significación
pH <sub>H2O</sub>	pH en agua
pH <sub>KCl</sub>	pH en cloruro potásico
pH <sub><i>p</i>-nitrofenol</sub>	pH en <i>p</i> -nitrofenol-acetato cálcico
ppm	partes por millón
Q <sub>10</sub>	coeficiente térmico
<i>r</i>	coeficiente de correlación
<i>R</i>	fracción recalcitrante
R <sup>2</sup>	coeficiente de determinación
RS	respiración del suelo
S	suma de bases del complejo de cambio
SAI%	saturación en Al del complejo de cambio
SB	porcentaje de la suma de bases del complejo de cambio
SB%	grado de saturación en bases del complejo de cambio
ss	suelo seco
t	tiempo
T	temperatura
β	índice de amortiguación
η	velocidad instantánea de mineralización de la fracción recalcitrante de la materia orgánica de la hojarasca
κ	velocidad instantánea de mineralización de la fracción lábil de la materia orgánica de la hojarasca
C <sub>0</sub>	carbono lábil del material vegetal / hojarasca
C <sub>t</sub>	carbono liberado en el tiempo t referido al material vegetal / hojarasca
C <sub>R</sub>	carbono recalcitrante del material vegetal / hojarasca







## 4 . Resultados y Discusión





## **4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **4.1. CICLO DEL CARBONO EDÁFICO EN ECOSISTEMAS FORESTALES DE FRONDOSAS AUTÓCTONAS GALLEGAS**

La primera parte de la investigación incluida en esta Tesis Doctoral, llevada a cabo para evaluar posibles diferencias en la capacidad para el secuestro de C de diversos suelos sobre los que se asientan distintos tipos de bosques gallegos con un alto grado de madurez sucesional, incluye, tal como se señaló en el apartado 3.2.1. "Diseño experimental", el estudio de ecosistemas forestales con una de las tres siguientes especies como árbol dominante: *Quercus robur* L., *Castanea sativa* Mill. o *Betula alba* L. Con este fin, se monitorizaron un total de 12 bosques (4 parcelas / especie x 3 especies arbóreas) localizados en las provincias de Lugo, Ourense y Pontevedra, siendo todos ellos ecosistemas naturales en los que se observa una escasa o nula intervención humana y un alto grado de desarrollo funcional y estructural.

Los suelos sobre los que se asientan estos 12 bosques están desarrollados sobre rocas silíceas ácidas (granitos o esquistos fundamentalmente), son moderadamente profundos y con pendientes variables, tratándose mayoritariamente de Umbrisoles Húmicos y Alumni-húmicos o diversos tipos de Cambisoles (FAO, 2006).

Para abordar la investigación propuesta y con el objetivo de determinar la influencia de la especie forestal sobre el medio edáfico, se analizaron, además de las características generales del suelo, los distintos parámetros de mineralización del C en todos los bosques seleccionados estudiando las muestras recogidas de la capa correspondiente a los 0-15 cm superiores, capa en la que se concentra fundamentalmente la materia orgánica y donde se espera que se manifieste el posible efecto de la especie arbórea. Por otra parte, para la determinación del perfil orgánico y el estudio de la composición

química e isotópica de la materia orgánica edáfica se tomaron nuevas muestras de suelo a distintas profundidades a lo largo del perfil (hojarasca, suelo 0-5 cm, suelo 5-15 cm, suelo >15 cm) en cada uno de los ecosistemas considerados.

#### **4.1.1. INFLUENCIA DE LA ESPECIE FORESTAL SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL SUELO**

La influencia del tipo de vegetación sobre determinadas propiedades edáficas ha sido ampliamente estudiada por diversos autores (Muys *et al.*, 1992; Binkley y Giardina, 1998; Wedin y Tilman, 1999; Rodríguez-Loinaz *et al.*, 2008; entre otros), siendo más numerosos los trabajos que tratan de cuantificar la relación entre el contenido de determinados cationes básicos y el pH del suelo con diferentes cubiertas forestales (Lelong *et al.*, 1990; Binkley, 1995; Finzi *et al.*, 1998a; Álvarez-Rodríguez *et al.*, 2000; Augusto *et al.*, 2002; Dijkstra y Smits, 2002; Dijkstra *et al.*, 2003; Reich *et al.*, 2005; Ostra *et al.*, 2006). Así, en general, estos autores señalan que los mecanismos a través de los cuales las especies forestales influyen sobre la acidificación del suelo y el intercambio catiónico son diversos e incluyen diferencias inter-específicas en los procesos de captación de cationes y aniones intercambiables (Alban, 1982), en la fijación de nitrógeno y la subsiguiente nitrificación (Van Miegroet y Cole, 1984), en la producción de hojarasca con altos contenidos en ácidos orgánicos (Ovington, 1953) o en la potenciación de los procesos de meteorización (Tice *et al.*, 1996; Finzi *et al.*, 1998a,b), sin olvidar la relación entre la abundancia y actividad de diversos organismos edáficos, fundamentalmente lombrices (Pearce, 1972; Lavelle 1997; Edwards, 1998; Reich *et al.*, 2005) con el tipo de especie vegetal.

No obstante, a pesar del amplio número de trabajos realizados, aún existen ciertas incertidumbres sobre cómo la especie forestal modifica determinadas propiedades generales del suelo debido fundamentalmente al efecto subyacente que ejercen el sustrato litológico y/o el clima sobre algunas propiedades edáficas, en concreto sobre el complejo de cambio y el pH, siendo difícil delimitar claramente el peso que cada uno de estos factores (especie-litología-clima) tiene sobre dichas variables. Este hecho adquiere una mayor importancia en el caso de los suelos gallegos, ya que éstos se

distinguen por su abundancia en óxidos de Fe y Al y por su alta acidez, esta última estrechamente relacionada con la geología y el clima húmedo, existiendo en estos suelos la posibilidad de que se den efectos sinérgicos entre los tres factores citados afectando en distinto grado a las diferentes propiedades edáficas. Estos factores van a influir sobre la materia orgánica edáfica, modificando fundamentalmente su contenido y calidad, parámetros que en suelos ácidos y arenosos, como es el caso de los suelos gallegos, son los que van a determinar principalmente la fertilidad del suelo (Fernández *et al.*, 2006b), afectando finalmente al ciclo biogeoquímico del C edáfico.

Los suelos estudiados, cuyas principales características aparecen incluidas en las tablas 8a y 8b, presentaron en sus 15 cm superiores densidades aparentes próximas a  $1 \text{ g cm}^{-3}$ , con un rango que osciló desde los  $0,66$  a  $1,01 \text{ g cm}^{-3}$ , y altas capacidades de campo, con valores siempre superiores a  $340 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-1}_{\text{ss}}$ . Tal como se observa en la tabla 8a, son los suelos bajo bosques de abedules los que mostraron los mayores valores medios en cuanto a su capacidad de retención de agua en el suelo, con más de  $590 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-1}_{\text{ss}}$  seguidos de los suelos de robledales, con valores medios que alcanzaron los  $550 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-1}_{\text{ss}}$ , entre los que además se observó una importante variabilidad intra-grupo, y finalmente los suelos correspondientes a los ecosistemas de castaños, con capacidades de campo medias inferiores a los  $460 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-1}_{\text{ss}}$ .

Respecto a la textura, en todos los casos franco o franco-arenosa, los suelos mostraron un claro predominio de las fracciones gruesas sobre las finas y aunque se observaron ligeras diferencias entre los tres tipos de ecosistemas forestales en cuanto al contenido de las distintas fracciones granulométricas (Tabla 8a) éstas no fueron estadísticamente significativas, siendo presumiblemente el tipo de roca, y no la vegetación, lo que condicionó en mayor medida la composición granulométrica de estos 12 suelos. En general, la mayor presencia de elementos gruesos coincidió con los suelos desarrollados sobre rocas graníticas, en los que los porcentajes medios de arena superaron el 72 %, significativamente mayores a los encontrados en los suelos asentados sobre esquistos con un 61 % (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ). En cuanto a la abundancia en elementos finos, únicamente se diferenciaron significativamente en la proporción de

limo, siendo los suelos sobre esquistos los que presentaron valores significativamente superiores al compararlos con los encontrados en los suelos desarrollados sobre granitos (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ), con porcentajes medios de la fracción limo del 28 % en suelos sobre esquistos frente al 19 % de los desarrollados sobre rocas graníticas.

Los valores de pH oscilaron entre mínimos cercanos a 4 y máximos próximos a 6, lo que permite clasificarlos como suelos muy ácidos o ácidos según la FAO, encontrándose diferencias significativas en función del tipo de especie forestal dominante. De esta forma, el pH de los suelos de los bosques de abedul fue significativamente menor al de los bosques de castaños estudiados (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ), con un valor medio de 4,5 frente a 5,2 (Tabla 8a), situándose los suelos pertenecientes a robledales con un pH intermedio entre los dos anteriores (valor medio  $\text{pH}=4,8$ ).

En referencia a la acidez potencial o acidez intercambiable ( $\text{pH}_{\text{KCl}}$ ), los valores medios encontrados fueron del orden de 0,8 y 0,9 unidades de pH inferiores al pH determinado en agua, obteniéndose de nuevo valores significativamente menores (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) en los suelos de ecosistemas de abedules ( $\text{pH}_{\text{KCl}}=3,4$ ) al compararlos con los de robles ( $\text{pH}_{\text{KCl}}=4,0$ ) y castaños ( $\text{pH}_{\text{KCl}}=4,3$ ). El índice de amortiguación del suelo ( $\beta$ ) indica que se trata de suelos con una fuerte capacidad de amortiguación (entre 5 y 6), según la clasificación propuesta por Guitián y Carballas (1976), observándose una resistencia ligeramente mayor a la variación de pH en los suelos procedentes de los bosques de robles, seguidos por los de abedules y castaños ( $\beta=5,7$ ;  $\beta=5,5$  y  $\beta=5,4$ , respectivamente).

Acorde con su alta acidez, los suelos estudiados presentaron una notable pobreza en cationes básicos ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{+2}$ ,  $\text{Mg}^{+2}$ ,  $\text{K}^+$ ), alcanzando su suma valores medios de 1,4, 1,6 y 3,3  $\text{cmol kg}^{-1}_{\text{ss}}$  para los suelos bajos bosques de abedules, robles y castaños, respectivamente (Tabla 8b), siendo significativamente mayor en aquellos suelos de ecosistemas cuya especie dominante es el castaño (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ).

**Tabla 8a.** Parámetros físico-químicos (media±DE, n=2) de los 15 cm superiores del suelo de los bosques de roble, castaño y abedul estudiados.

ESPECIE FORESTAL	pH		$\beta$	C.C. (g H <sub>2</sub> O kg <sup>-1</sup> ss)	Análisis granulométrico (%)				Densidad (g cm <sup>-3</sup> )	Tipo de roca predominante	
	H <sub>2</sub> O	KCl			Arena			Limo (20µm-2µm)			Arcilla (<2µm)
					Gruesa (2 mm-0,2 mm)	Fina (0,2mm-20µm)					
<i>Q. robur</i>											
Qr1	4,8±0,1	4,0±0,2	5,4±0,2	509,0±4,3	26	39	27	8	0,87	Esquisto	
Qr2	5,0±0,1	4,0±0,1	5,4±0,1	455,9±5,3	35	35	22	9	0,89	Esquisto	
Qr3	4,8±0,1	4,2±0,0	6,1±0,1	789,2±11,4	13	31	39	17	0,66	Esquisto	
Qr4	4,7±0,1	3,8±0,1	5,8±0,1	446,2±3,8	41	27	22	10	0,78	Esquisto	
media±DE	4,8±0,1	4,0±0,2	5,7±0,4	550,1±161,8	29±12	33±5	28±8	11±4	0,80±0,10		
<i>C. sativa</i>											
Cs1	5,8±0,1	4,4±0,2	5,4±0,2	460,8±4,4	54	12	24	10	0,88	Granito	
Cs2	5,3±0,2	4,1±0,1	5,1±0,2	341,9±6,0	25	38	28	9	1,01	Esquisto	
Cs3	4,4±0,1	4,3±0,1	5,5±0,1	540,5±3,2	24	35	29	12	0,83	Esquisto	
Cs4	5,4±0,1	4,3±0,1	5,5±0,1	478,3±9,2	31	29	28	13	0,87	Esquisto	
media±DE	5,2±0,6	4,3±0,1	5,4±0,2	455,4±83,0	33±14	28±12	27±2	11±2	0,89±0,08		
<i>B. alba</i>											
Ba1	4,2±0,0	3,0±0,1	5,4±0,1	621,0±0,8	18	61	13	7	0,74	Granito/cuarcitas	
Ba2	4,1±0,0	2,9±0,1	5,1±0,1	569,9±1,6	18	60	16	6	0,79	Granito/cuarcitas	
Ba3	4,8±0,0	3,7±0,2	6,1±0,1	618,0±4,0	20	39	26	15	0,79	Pizarras/areniscas	
Ba4	4,9±0,0	4,0±0,2	5,5±0,1	553,1±2,3	16	50	21	13	0,97	Granito	
media±DE	4,5±0,5	3,4±0,5	5,5±0,4	590,5±34,2	18±2	53±10	19±6	10±4	0,82±0,10		

$\beta$ : índice de amortización del suelo; C.C: capacidad de campo

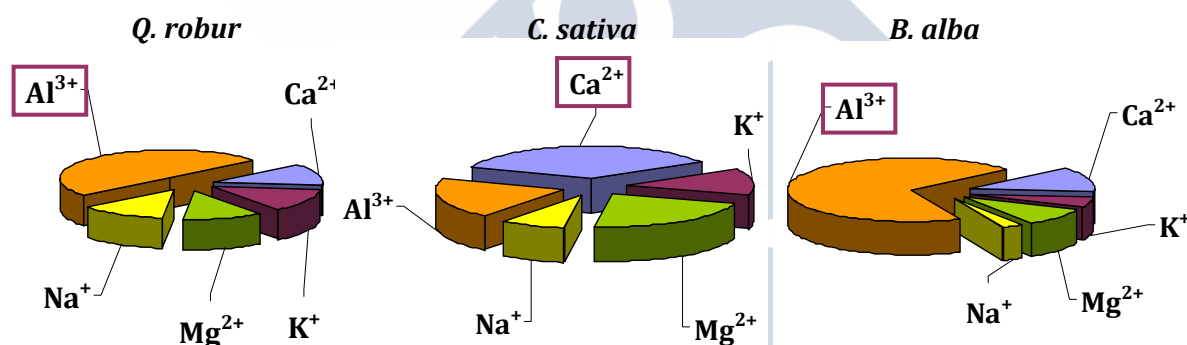


**Tabla 8b.** Parámetros químicos (media±DE, n=3) de los 15 cm superiores del suelo de los bosques de roble, castaño y abedul estudiados.

ESPECIE FORESTAL	Complejo de intercambio catiónico (C.I.C.)								Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (g 100g <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (g 100g <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )	P lábil (mg kg <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )
	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	C.I.C.e	SB (%)	SAI (%)			
<i>Q. robur</i>											
Qr1	0,29±0,04	0,36±0,01	0,56±0,02	0,38±0,05	1,66±0,08	3,24±0,05	49±1	51±3	2,84±0,14	3,18±0,14	12,57±0,41
Qr2	0,22±0,04	0,38±0,03	0,36±0,03	0,54±0,32	1,49±0,06	3,00±0,25	50±4	50±2	6,26±0,81	4,86±0,84	6,95±0,30
Qr3	0,68±0,07	0,37±0,03	0,45±0,02	0,36±0,05	1,27±0,05	3,12±0,05	59±1	41±2	5,78±0,17	4,30±0,04	4,43±0,21
Qr4	0,43±0,03	0,39±0,03	0,31±0,02	0,38±0,04	1,87±0,19	3,38±0,10	45±2	55±6	2,70±0,04	2,26±0,23	11,56±0,15
media±DE	0,41±0,20	0,37±0,02	0,42±0,11	0,41±0,09	1,57±0,25	3,19±0,16	51±6	49±6	4,39±1,88	3,65±1,16	8,87±3,84
<i>C. sativa</i>											
Cs1	1,91±0,17	1,23±0,08	0,40±0,04	0,28±0,08	0,64±0,23	4,46±0,34	86±1	14±5	2,15±0,02	1,19±0,01	5,11±0,05
Cs2	1,45±0,03	0,96±0,02	0,66±0,02	0,29±0,08	1,08±0,06	4,45±0,13	76±1	24±1	2,56±0,04	3,71±0,12	28,29±0,05
Cs3	1,09±0,05	0,47±0,02	0,47±0,02	0,32±0,08	0,89±0,03	3,23±0,14	73±1	28±1	4,50±0,12	3,32±0,09	6,72±0,21
Cs4	1,52±0,08	1,10±0,06	0,58±0,02	0,48±0,11	0,70±0,08	4,38±0,24	84±1	16±2	3,45±0,00	3,12±0,09	4,88±0,10
media±DE	1,49±0,34	0,94±0,33	0,53±0,11	0,34±0,09	0,83±0,20	4,13±0,60	79±6	21±6	3,16±1,04	2,83±1,13	11,25±11,
<i>B.alba</i>											
Ba1	0,85±0,02	0,60±0,01	0,31±0,02	0,09±0,01	3,56±0,39	5,42±0,35	34±3	66±3	0,75±0,01	1,31±0,02	15,80±1,04
Ba2	0,38±0,07	0,40±0,03	0,22±0,02	0,08±0,01	3,51±0,30	4,59±0,20	24±4	76±4	0,62±0,01	0,86±0,02	16,58±0,68
Ba3	1,03±0,13	0,51±0,04	0,37±0,05	0,20±0,01	4,14±0,04	6,25±0,18	34±3	66±3	3,91±0,01	4,05±0,09	4,16±0,10
Ba4	0,17±0,01	0,19±0,01	0,12±0,01	0,17±0,01	2,27±0,04	2,92±0,05	22±0	78±0	2,72±0,06	2,96±0,08	3,99±0,24
media±DE	0,61±0,40	0,42±0,18	0,25±0,11	0,14±0,06	3,37±0,79	4,79±1,42	28±7	72±7	2,00±1,60	2,30±1,47	10,13±7,0

**Al<sup>3+</sup>**: Al intercambiable; **CICE**: capacidad de intercambio catiónico efectiva (Bases+Al<sup>3+</sup>); **SB%**: porcentaje de suma de Bases (Na+K+Ca+Mg); **SAI%**: porcentaje de saturación en Al del complejo de cambio; Bases, CICE y Al<sub>KCl</sub> en cmol.kg<sup>-1</sup> suelo seco

Como consecuencia de la reducida reserva de elementos básicos, los valores del C.I.C.e fueron relativamente bajos en todos los suelos, con contenidos medios que nunca superaron los 5 cmol kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub> y del orden de 3, 4 y 5 cmol kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub> para los suelos bajo robledales, castañares y abedulares, respectivamente. Esta pobreza en cationes básicas contrasta con los altos contenidos de Al<sup>3+</sup> del complejo de cambio, predominante en los suelos más ácidos donde se encuentra saturando parte de las posiciones del complejo absorbente junto a iones H<sup>+</sup>, observándose diferencias destacables entre los 12 suelos forestales. Así, el Al<sup>3+</sup> fue el catión predominante en el complejo de cambio de los suelos correspondientes a los ecosistemas de robles y abedules, en los que llega a ocupar del 49 al 72 % de las posiciones de cambio, respectivamente, frente al 21 % de los suelos bajo bosques de castaños (Fig. 23), en los que el catión predominante fue el Ca<sup>2+</sup>, que ocupó el 36 % de las posiciones de cambio frente al 12 y 13 % en los suelos de y abedulares y robledales, respectivamente (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ).



**Figura 23.** Distribución media porcentual de cationes básicos y Al<sup>3+</sup> de cambio que forman parte del C.I.C.e referidos a las muestras de suelo (0-15 cm) de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados.

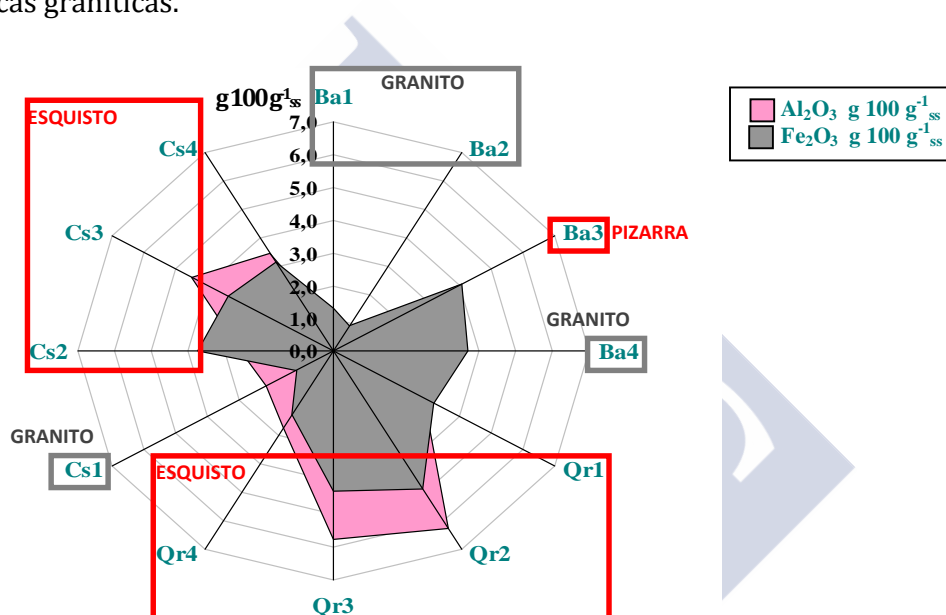
Por otro lado, el carácter anfótero del Al va a determinar que la forma en la que éste se encuentra en el suelo venga condicionada por el pH. De esta forma, el Al<sup>3+</sup> libre fue más abundante en los suelos procedentes de los bosques de abedules, con pH más ácido, que en los de robles o castaños, de menor acidez, mientras que, por el contrario, el Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> apareció en mayor proporción en los suelos bajo robles y bajo castaños comparado con suelos bajo abedules. Esta influencia queda reflejada en las correlaciones estadísticamente significativas encontradas entre el pH y el Al<sup>3+</sup> ( $r = -0,843$ ;  $P \leq 0,001$ ) y

entre el pH y el contenido de  $\text{Al}_2\text{O}_3$  ( $r=+0,609$ ;  $P\leq 0,05$ ), con signos negativo y positivo, respectivamente.

Los contenidos en óxidos de Fe y Al amorfos o no cristalinos, altamente variables entre los 12 suelos forestales estudiados, alcanzaron valores medios de 2,3, 2,8 y 3,7 g de  $\text{Fe}_2\text{O}_3$   $100\text{g}^{-1}_{\text{ss}}$  y 2,0, 3,2 y 4,4 g de  $\text{Al}_2\text{O}_3$   $100\text{g}^{-1}_{\text{ss}}$  para los suelos bajo abedulares, castaños y robledales, respectivamente, existiendo en general un predominio de los compuestos aluminicos sobre los férricos en los suelos de castaños y robledales, y por el contrario, una mayor abundancia de los compuestos férricos frente a los aluminicos en los procedentes de abedulares. Estos valores de Fe y Al observados se asemejan a los encontrados por otros autores para suelos de bosques de caducifolias sobre sustratos litológicos comparables (García-Rodeja, 1983; Leirós *et al.*, 2000; Trasar-Cepeda *et al.*, 2000). En este estudio, los contenidos en óxidos de Fe y Al fueron en general algo mayores en los suelos correspondientes a los bosques de robles, existiendo en los tres grupos de ecosistemas una alta variabilidad interna, variabilidad posiblemente condicionada por el tipo de roca sobre la que se encuentra cada uno de los 12 suelos forestales estudiados (Tabla 8b). La falta de diferencias significativas encontrada en la presente investigación entre los contenidos de Fe y Al no cristalinos en los suelos de los tres tipos de ecosistemas puede explicarse, dada la estrecha dependencia que existe entre los óxidos de Fe y Al en el suelo y el sustrato litológico, por una mayor influencia del tipo de roca sobre la presencia de estos compuestos en el suelo que la del tipo de especie forestal dominante.

Con el fin de poder evaluar el posible efecto de la vegetación o la roca sobre el contenido en el suelo de estos compuestos, se compararon estadísticamente los valores obtenidos para los distintos suelos en función de estos factores. Así, sea cual sea el tipo especie arbórea dominante, los contenidos en óxidos de Fe y Al fueron significativamente más altos en los suelos sobre esquistos al compararlos con aquellos que presentan granitos como roca de partida (ANOVA;  $P\leq 0,05$ ), con valores medios de 3,6 g de  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  y 4,0 g de  $\text{Al}_2\text{O}_3$   $100\text{g}^{-1}_{\text{ss}}$  en suelos esquistosos y de 1,6 g de  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  y 1,5 g de  $\text{Al}_2\text{O}_3$   $100\text{g}^{-1}_{\text{ss}}$  en suelos graníticos, mientras que, como ya se mencionó, no se

encontraron diferencias significativas al comparar los suelos en función del tipo de especie forestal dominante. La relación entre el sustrato litológico y los contenidos en óxidos de Fe y Al puede visualizarse de manera gráfica en la figura 24, donde aparecen representados los valores de los óxidos de Fe y Al correspondientes a cada uno de los 12 suelos estudiados en función del tipo de roca y de la especie arbórea dominante. En ella se aprecia cómo los mayores contenidos en estos compuestos se localizan en los suelos asentados sobre esquistos y los valores más bajos en los que se desarrollan sobre rocas graníticas.



**Figura 24.** Representación radial de los contenidos en óxidos de Fe y Al correspondientes en los 12 suelos forestales estudiados junto con el tipo de sustrato litológico sobre el que se desarrollan y la especie forestal dominante bajo la que se asientan.

En cuanto al contenido en fósforo disponible para las plantas en el suelo o fósforo lábil, se observaron valores similares entre los tres tipos de ecosistemas forestales (Tabla 8b), menores en todos los casos a  $12 \text{ mg kg}^{-1}_{\text{ss}}$  y ligeramente inferiores a los hallados por otros autores en suelos sobre rocas ácidas y bajo el mismo tipo de vegetación (Leirós *et al.*, 2000; Neiryck *et al.*, 2000; Díaz-Maroto y Vila-Lameiro, 2007). Estos bajos contenidos en fósforo, cuyos valores medios se encuentran en torno a 9, 10 y 11  $\text{mg kg}^{-1}_{\text{ss}}$  para los suelos bajo bosques de robles, abedules y castaños, respectivamente, podrían estar relacionados con la abundancia en óxidos de Fe y Al amorfos ya señalada

anteriormente para los 12 suelos forestales considerados. Debido a la influencia que tienen los óxidos de Fe y Al sobre la dinámica de determinados nutrientes edáficos, su alta proporción, sobre todo en suelos ácidos, puede tener importantes efectos sobre la movilidad de diferentes elementos que forman parte de la solución del suelo, como es el caso del fósforo. Éste elemento precipita con facilidad en presencia de elevadas concentraciones en óxidos de Fe y Al en suelos ácidos, dando lugar a fosfatos de Fe y Al, de carácter insoluble, provocando que la mayor parte del fósforo presente en el suelo se encuentre en forma poco asimilable (Merino *et al.*, 1991), hecho que concuerda con los bajos contenidos de fósforo asimilable observados en los suelos incluidos en el presente estudio.

Estas características edáficas se corresponden, en líneas generales, con las publicadas en otros estudios realizados sobre bosques afines (García-Rodeja y Macías, 1985; Blanco y Rubio, 1996; Estévez *et al.*, 2000; Leirós *et al.*, 2000; Pérez-Batallón *et al.*, 2001; Novoa *et al.*, 2002; Gallardo y González, 2004; Merino *et al.*, 2004; Díaz-Maroto *et al.*, 2007; Fernández-Núñez *et al.*, 2010; Rodríguez-Campos *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2010a, 2012a; Rigueiro-Rodríguez *et al.*, 2012).

Por otra parte, los resultados obtenidos al considerar las distintas profundidades estudiadas a lo largo del perfil del suelo sugieren la posibilidad de que exista un efecto sinérgico del tipo de vegetación, del material de partida y del clima sobre algunas de las propiedades edáficas anteriormente descritas. De hecho, las diferencias encontradas en relación al pH entre los tres tipos de ecosistemas forestales en la capa de 0-15 cm se minimizaron al considerar profundidades mayores a 15 cm (con un valor medio de pH de 4,6 y 4,8 para los suelos bajo abedulares y robledales y 5,2 para castaños; Tabla 9). Esto pone de manifiesto que el efecto del tipo de especie arbórea dominante sobre el pH tuvo lugar fundamentalmente en las capas superiores del suelo, mientras que a partir de los 15 cm de profundidad fue el material de partida el factor determinante, viéndose el efecto de la vegetación enmascarado en las capas más profundas de suelo. Así, los resultados al aplicar ANOVAS de una vía considerando separadamente la especie forestal y el tipo de roca, que resultaron estadísticamente significativos en el caso de los

0-5 cm para la relación vegetación-pH ( $P \leq 0,02$ ) y en el de mayor de 15 cm para la relación roca-pH ( $P \leq 0,05$ ), dejaron de serlo cuando se aplicó un ANOVA de dos vías donde se incluyó conjuntamente la especie forestal y el tipo de roca como posibles factores de variación, observándose la misma situación cuando se consideraron variables climáticas (temperatura y precipitación) como covariables.

**Tabla 9.** Valores de pH (media $\pm$ DE, n=2) determinados en las capas de 0-5, 5-15 y >15 cm de los suelos correspondientes a los bosques de roble, castaño y abedul estudiados.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	pH <sub>H2O</sub>		
		0-5 cm	5-15 cm	>15 cm
<i>Q. robur</i>	Qr1	4,2 $\pm$ 0,1	4,7 $\pm$ 0,1	4,8 $\pm$ 0,1
	Qr2	4,3 $\pm$ 0,1	4,6 $\pm$ 0,1	4,6 $\pm$ 0,1
	Qr3	4,5 $\pm$ 0,1	4,7 $\pm$ 0,1	4,8 $\pm$ 0,1
	Qr4	4,0 $\pm$ 0,1	4,7 $\pm$ 0,1	5,0 $\pm$ 0,1
	media $\pm$ DE	4,2 $\pm$ 0,2	4,7 $\pm$ 0,1	4,8 $\pm$ 0,2
<i>C. sativa</i>	Cs1	5,0 $\pm$ 0,1	5,1 $\pm$ 0,1	5,0 $\pm$ 0,1
	Cs2	4,7 $\pm$ 0,1	4,8 $\pm$ 0,1	5,1 $\pm$ 0,1
	Cs3	5,1 $\pm$ 0,1	5,1 $\pm$ 0,1	5,3 $\pm$ 0,1
	Cs4	5,0 $\pm$ 0,1	5,5 $\pm$ 0,1	5,4 $\pm$ 0,1
	media $\pm$ DE	4,9 $\pm$ 0,2	5,1 $\pm$ 0,3	5,2 $\pm$ 0,2
<i>B. alba</i>	Ba1	4,2 $\pm$ 0,1	4,2 $\pm$ 0,1	4,2 $\pm$ 0,1
	Ba2	4,1 $\pm$ 0,1	4,3 $\pm$ 0,1	4,2 $\pm$ 0,1
	Ba3	4,8 $\pm$ 0,1	4,9 $\pm$ 0,1	5,2 $\pm$ 0,1
	Ba4	4,9 $\pm$ 0,1	5,1 $\pm$ 0,1	4,9 $\pm$ 0,1
	media $\pm$ DE	4,5 $\pm$ 0,4	4,6 $\pm$ 0,4	4,6 $\pm$ 0,5

Por todo ello, teniendo en cuenta las características edáficas generales presentadas por estos 12 ecosistemas forestales maduros, parece que puede concluirse que el tipo de especie forestal tuvo un efecto destacado sobre algunas de las variables descritas, fundamentalmente las relacionadas con el complejo de cambio catiónico y la acidez del suelo, mientras que el tipo de sustrato litológico fue el que determinó en mayor medida el complejo de alteración del suelo y los óxidos de Fe y Al amorfos.

#### **4.1.2. INFLUENCIA DE LA ESPECIE FORESTAL SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA EDÁFICA**

##### **4.1.2.1. Reservas de carbono en el medio edáfico**

Los suelos forestales estudiados presentaron una gran variabilidad en cuanto a sus contenidos en materia orgánica, superando prácticamente el 7 % del peso total en todos los casos en la capa de 0 a 15 cm y alcanzando en algunas parcelas una proporción mayor al 17 %. Tal como se observa en la tabla 10, la mayor riqueza en materia orgánica se encontró en los suelos de ecosistemas de robles, con un valor medio del 12,8 %, seguidos de los suelos bajo bosques de abedules, con un 12,1 %, y finalmente de los suelos pertenecientes a los ecosistemas de castaños, con los valores más bajos, y que no llegaron al 10 % de media. De esta forma, la cantidad de C almacenada en la capa que comprende los 15 cm superiores del suelo superó los 60 Mg ha<sup>-1</sup> en todas las parcelas, con valores medios de 77, 84 y 87 Mg ha<sup>-1</sup> para los suelos bajo bosques de castaños, abedules y robles, respectivamente, valores que se encuentran próximos a los publicados para suelos de bosques templados (Pregitzer y Euskirchen, 2004). En cuanto al contenido en N se observó el mismo comportamiento que el encontrado para el C, alcanzándose las mayores concentraciones en los suelos bajo robledales, con un promedio del 0,53 %, seguidos por los suelos bajo abedulares y castañares, con porcentajes del 0,48 y 0,45 %, respectivamente.

Los valores medios presentados por la relación C/N, que oscilaron entre 13 y 15 unidades, sugieren una materia orgánica con un notable grado de humificación, siendo muy similares para los suelos de bosques de robles, castaños y abedules (Tabla 10) y característicos de una materia orgánica de tipo intermedio entre moder y mull según la clasificación de humus para bosques templados de Duchaufour (1977).

Los contenidos de C y N, así como la relación C/N observada en los 12 suelos forestales estudiados, se hallan en líneas generales dentro de los rangos normalmente encontrados por otros autores para suelos ácidos y bajo especies forestales donde el árbol dominante es *Q. robur*, *C. sativa* o *B. alba* (Leirós *et al.*, 2000; Pérez-Batallón *et al.*, 2001; Rubio *et al.*, 2001; Díaz-Maroto *et al.*, 2007; Charro *et al.*, 2010; Fernández *et al.*,



2010, 2012a; Fernández-Núñez *et al.*, 2010; Rodríguez-Campos *et al.*, 2010; Rigueiro-Rodríguez *et al.*, 2012).

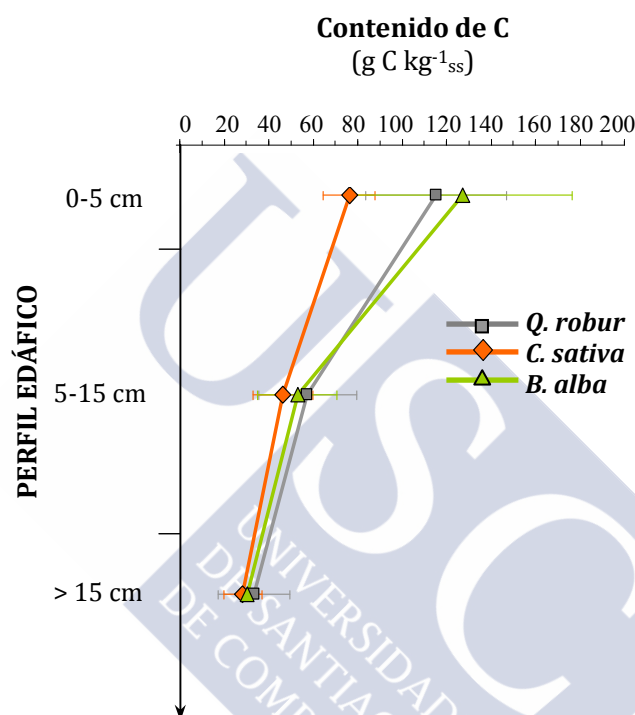
**Tabla 10.** Datos relativos a la materia orgánica edáfica (0-15 cm) perteneciente a los 12 ecosistemas forestales estudiados (media±DE, n=3).

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	SUELO 0-15 cm		
		C (g C kg <sup>-1</sup> ss)	N (g N kg <sup>-1</sup> ss)	C/N
<i>Q. robur</i>	Qr1	60,9±0,8	4,12±0,01	15
	Qr2	57,9±1,6	4,23±0,08	14
	Qr3	101,7±0,8	7,49±0,01	14
	Qr4	75,7±0,7	5,44±0,06	14
	media±DE	<b>74,0±20,0</b>	<b>5,32±1,57</b>	<b>14±1</b>
<i>C. sativa</i>	Cs1	59,4±0,3	3,41±0,04	17
	Cs2	43,0±2,2	3,42±0,01	13
	Cs3	67,6±0,5	5,74±0,07	12
	Cs4	61,0±0,9	5,38±0,01	11
	media±DE	<b>57,8±10,5</b>	<b>4,49±1,25</b>	<b>13±3</b>
<i>B. alba</i>	Ba1	84,0±0,5	5,23±0,02	16
	Ba2	74,7±0,9	4,80±0,01	16
	Ba3	74,1±2,8	5,72±0,01	13
	Ba4	47,1±1,8	3,31±0,01	14
	media±DE	<b>70,0±15,9</b>	<b>4,77±1,04</b>	<b>15±2</b>

Con el fin de obtener el perfil orgánico de los tres tipos de ecosistemas considerados y verificar si, tal como señalan algunos autores (Jobbágy y Jackson, 2000), la especie arbórea condiciona de alguna forma la distribución vertical de la materia orgánica edáfica, en todos los ecosistemas estudiados se determinó el contenido en C de muestras de suelo (Fig. 25) pertenecientes a distintas profundidades (0-5 cm, 5-15 cm, >15 cm).

En todos los casos se observó una clara disminución en el contenido en materia orgánica al profundizar en el perfil edáfico, de modo que, al comparar los contenidos medios en C entre las capas de 0-5 cm y 5-15 cm se observaron disminuciones cercanas al 40, 50 y 60 % en los suelos de ecosistemas de castaños, robles y abedules, respectivamente, mientras que a partir de los 15 cm de profundidad las disminuciones en el contenido en C no superaron en ningún caso el 40 %, observándose valores muy similares entre los 12 suelos forestales estudiados. Así, al aplicar análisis de varianza

con el fin de comparar las diferencias observadas entre la capa más superficial (0-5 cm) y las más profundas (5-15 cm y >15 cm) se comprobó que éstas fueron estadísticamente significativas para los suelos de los tres tipos de ecosistemas (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ).



**Figura 25.** Contenido en C a lo largo del perfil edáfico (media $\pm$ DE, n=4) de los distintos tipos de ecosistemas forestales estudiados.

Los resultados obtenidos fueron generalmente concordantes con los encontrados para los primeros 15 cm de suelo y, aunque existió una gran variabilidad intra-específica en los tres tipos de ecosistemas, de nuevo los valores medios más altos fueron los pertenecientes a los bosques de robles y abedules, seguidos por los de castaños.

Las diferencias observadas en cuanto al contenido en C entre los suelos de los tres tipos de bosques se manifestaron fundamentalmente en las capas más superficiales, mientras que a medida que se profundizó en el perfil edáfico éstas se minimizaron hasta alcanzar valores de C muy similares entre los 12 suelos forestales, quizá debido a que sea necesario el transcurso de largos periodos de tiempo para observar el efecto de un

determinado tipo de vegetación sobre el contenido orgánico de las capas más profundas del suelo, hecho puesto de manifiesto por otros investigadores en estudios sobre suelos forestales de diferentes zonas climáticas (Jandl *et al.*, 2007; Mueller *et al.*, 2012 o Vesterdal *et al.*, 2013). En la capa más superficial del suelo correspondiente a los primeros 5 cm los porcentajes medios de C observados para los suelos bajo castaños, robles y abedules fueron del orden del 8, 11 y 13 %, respectivamente (con diferencias significativas entre abedules y castaños, ANOVA;  $P \leq 0,05$ ). La capa de suelo comprendida entre los 5 y 15 cm mostró valores medios próximos al 6 % en los suelos de bosques de robles y al 5 % en los de castaños y abedules, mientras que a partir de los 15 cm de profundidad los valores medios fueron aproximadamente del 3 % en los tres tipos de ecosistemas considerados (Tabla 11).

Los descensos observados en el contenido en materia orgánica, tal como era de esperar, se vieron acompañados a medida que se profundizó en el suelo por un aumento en el grado de humificación de la misma a lo largo del perfil edáfico. No obstante, únicamente se observó una correlación estadísticamente significativa entre el valor de C/N y el contenido en C correspondiente a la capa más superficial del suelo (0-5 cm), de signo positivo ( $r = +0,626$ ;  $P \leq 0,03$ ). De esta forma, en general, los suelos con más altos contenidos en materia orgánica presentaron un menor grado de humificación (mayor relación C/N) que aquellos con una menor riqueza en la misma.

Al comparar los valores medios de la relación C/N de las distintas capas de suelo se observaron que sí existen diferencias en función de la especie forestal dominante. En el caso de los ecosistemas de castaños, con una materia orgánica en general más humificada, la relación C/N se mantuvo constante hasta los 15 cm de profundidad, mientras que en los perfiles de los ecosistemas de robles y abedules, con una materia orgánica menos humificada, los cambios en la relación C/N se detectaron ya en la capa de 5 a 15 cm, manteniéndose luego constante a medida que se profundizó en el perfil edáfico.

**Tabla 11.** Datos relativos a la materia orgánica edáfica correspondientes a las distintas profundidades (0-5, 5-15 y >15 cm) del perfil edáfico de los 12 ecosistemas forestales estudiados (media $\pm$ DE, n=3).

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	C (g C kg <sup>-1</sup> ss)			N (g N kg <sup>-1</sup> ss)			Relación C/N		
		0-5 cm	5-15 cm	>15 cm	0-5 cm	5-15 cm	>15 cm	0-5 cm	5-15 cm	>15 cm
<i>Q. robur</i>	Qr1	116,2 $\pm$ 0,5	44,8 $\pm$ 0,3	23,8 $\pm$ 0,0	6,2 $\pm$ 0,1	3,2 $\pm$ 0,1	1,7 $\pm$ 0,1	19	14	14
	Qr2	70,6 $\pm$ 0,2	43,9 $\pm$ 1,6	22,5 $\pm$ 0,0	5,2 $\pm$ 0,0	3,1 $\pm$ 0,1	1,3 $\pm$ 0,0	14	14	18
	Qr3	132,1 $\pm$ 0,4	89,5 $\pm$ 1,1	56,2 $\pm$ 0,7	9,2 $\pm$ 0,0	6,5 $\pm$ 0,1	4,0 $\pm$ 0,2	14	14	14
	Qr4	138,6 $\pm$ 0,3	55,8 $\pm$ 0,1	37,9 $\pm$ 1,6	8,3 $\pm$ 0,0	4,3 $\pm$ 0,0	2,7 $\pm$ 0,1	17	13	14
	media $\pm$ DE	114,4 $\pm$ 34,7	58,5 $\pm$ 21,4	35,1 $\pm$ 15,7	7,2 $\pm$ 1,9	4,2 $\pm$ 1,6	2,4 $\pm$ 1,2	16 $\pm$ 2	14 $\pm$ 1	15 $\pm$ 2
<i>C. sativa</i>	Cs1	79,9 $\pm$ 1,3	48,9 $\pm$ 1,7	41,2 $\pm$ 1,8	4,8 $\pm$ 0,0	3,1 $\pm$ 0,1	3,5 $\pm$ 0,0	17	16	12
	Cs2	60,5 $\pm$ 1,2	30,9 $\pm$ 0,0	21,3 $\pm$ 4,3	4,6 $\pm$ 0,1	2,5 $\pm$ 0,0	2,6 $\pm$ 0,0	13	12	8
	Cs3	87,0 $\pm$ 0,6	62,8 $\pm$ 1,0	30,4 $\pm$ 2,7	7,2 $\pm$ 0,1	5,3 $\pm$ 0,0	3,7 $\pm$ 0,0	12	12	8
	Cs4	79,1 $\pm$ 0,4	48,9 $\pm$ 0,3	28,3 $\pm$ 1,0	7,4 $\pm$ 0,0	4,4 $\pm$ 0,0	3,5 $\pm$ 0,0	11	11	8
	media $\pm$ DE	76,6 $\pm$ 11,3	47,9 $\pm$ 13,1	30,3 $\pm$ 8,2	6,0 $\pm$ 1,5	3,8 $\pm$ 1,3	3,3 $\pm$ 0,5	13 $\pm$ 3	13 $\pm$ 2	9 $\pm$ 2
<i>B. alba</i>	Ba1	164,5 $\pm$ 7,0	78,4 $\pm$ 2,7	31,1 $\pm$ 0,5	9,0 $\pm$ 0,2	4,7 $\pm$ 0,1	2,3 $\pm$ 0,0	18	17	14
	Ba2	164,9 $\pm$ 3,5	51,8 $\pm$ 3,0	34,7 $\pm$ 0,2	8,8 $\pm$ 0,0	3,6 $\pm$ 0,0	2,3 $\pm$ 0,0	19	14	15
	Ba3	109,6 $\pm$ 0,7	47,8 $\pm$ 0,8	29,1 $\pm$ 0,1	7,4 $\pm$ 0,0	3,8 $\pm$ 0,1	2,2 $\pm$ 0,0	15	13	13
	Ba4	66,1 $\pm$ 0,7	38,1 $\pm$ 2,3	33,7 $\pm$ 0,0	4,2 $\pm$ 0,3	2,7 $\pm$ 0,1	2,7 $\pm$ 0,0	16	14	13
	media $\pm$ DE	126,3 $\pm$ 47,8	54,0 $\pm$ 17,2	32,2 $\pm$ 2,5	7,4 $\pm$ 2,2	3,7 $\pm$ 0,8	2,4 $\pm$ 0,2	17 $\pm$ 2	14 $\pm$ 2	14 $\pm$ 1

Así, al analizar estadísticamente los valores medios de la relación C/N entre las distintas capas consideradas se encontró que en los primeros 5 cm los valores medios fueron significativamente menores (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) en los suelos bajo bosques de castaños (C/N=13) al compararlos con los de abedules (C/N=17) y robles (C/N=16), mientras que en la capa de 5 a 15 cm no se observaron diferencias significativas entre especies. A partir de los 15 cm de profundidad, la materia orgánica de los suelos correspondientes a los ecosistemas de castaños, con C/N medio de 9, volvió a presentar diferencias estadísticamente significativas (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) con la los suelos bajo abedules y robles, con valores medios de 14 y 15, respectivamente.

Finalmente, con el fin de tratar de evaluar qué factores influyen en la acumulación orgánica en el suelo de este tipo de ecosistemas, se aplicaron distintos modelos de regresión lineal múltiple considerando como variable dependiente el contenido en C de la capa más superficial del suelo (0-5 cm) y como variables independientes algunas de las características generales del suelo antes señaladas. Se incluyen a continuación aquellos modelos que, con altos valores de tolerancia, explicaron un mayor porcentaje de varianza (Tabla 12).

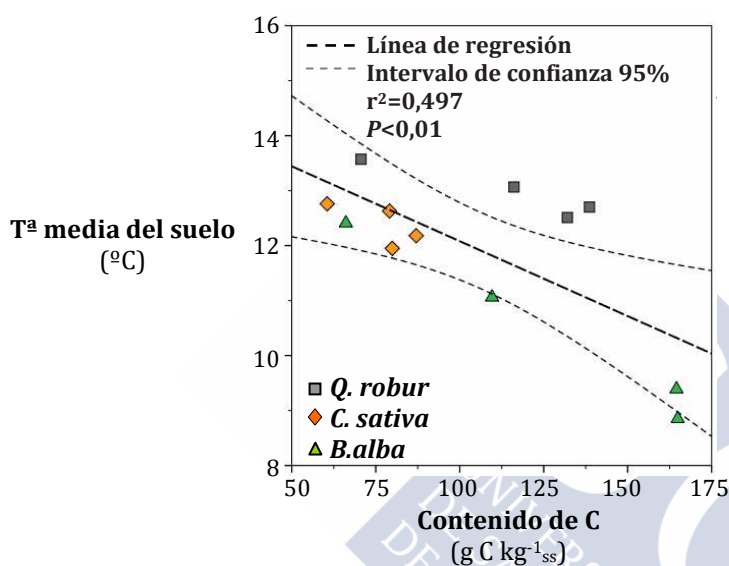
**Tabla 12.** Mejores modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para la acumulación superficial (0-5 cm) de C orgánico en los suelos de los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

**Variable dependiente:** contenido en C de la capa correspondiente a los 5 cm superiores del suelo

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
pH	0,454	-0,710	0,010	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,01				
altitud	0,554	0,771	0,003	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,003				
pH	0,734	-0,475	0,021	0,834
altitud		0,578	0,008	0,834
Significación del modelo de regresión: 0,001				
pH	0,768	-0,576	0,004	0,945
T <sup>a*</sup>		-0,569	0,004	0,945
Significación del modelo de regresión: 0,003				

\*T<sup>a</sup>: temperatura edáfica (media anual)

La clara dependencia entre la temperatura del suelo y su contenido en materia orgánica aparece reflejada en la figura 26, en la que se representa la correlación estadísticamente significativa existente entre el contenido en C edáfico de los primeros 5 cm del suelo y la temperatura media anual edáfica determinada estacionalmente a una profundidad de 10 cm ( $r=-0,705$ ;  $P\leq 0,01$ ).



**Figura 26.** Correlación negativa entre la Tª media anual del suelo y el contenido en C correspondiente a los primeros 5 cm de profundidad de los suelos forestales estudiados.

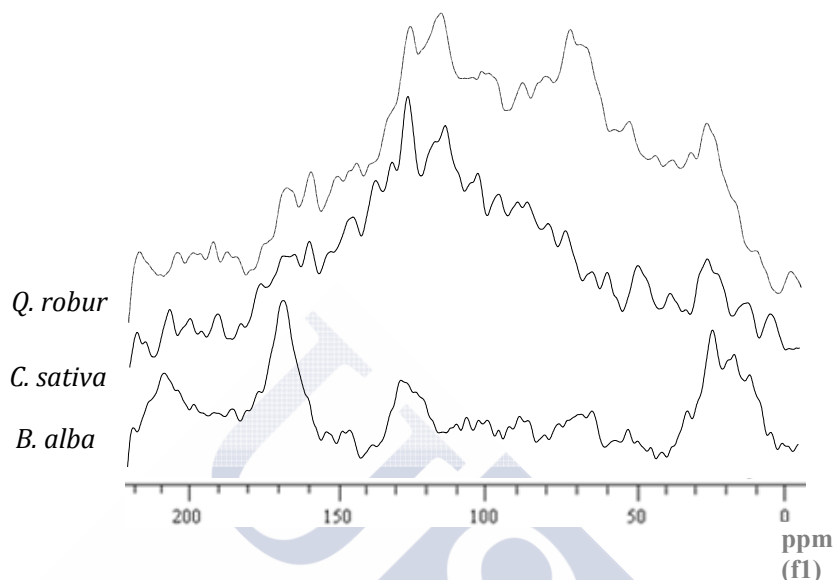
Cabe destacar el alto porcentaje de la varianza del contenido en materia orgánica del suelo explicado por la altitud a la que se encuentran situados los distintos bosques consecuencia, sin duda, de la estrecha relación existente entre ésta y la temperatura, tal como queda de manifiesto en el segundo modelo en el que la temperatura junto con el pH del suelo explican casi el 80 % de la varianza total.

#### 4.1.2.2. Composición de la materia orgánica del suelo

##### 4.1.2.2.1. Principales grupos orgánicos funcionales

Al aplicar análisis de resonancia magnética nuclear en estado sólido (<sup>13</sup>C-CP/MAS-NMR) a los primeros 5 cm de profundidad de los suelos de los tres tipos de ecosistemas estudiados (Fig. 27), se pusieron de manifiesto diferencias en la composición

estructural de la materia orgánica de los suelos bajo los distintos tipos de ecosistemas forestales estudiados.



**Figura 27.** Espectros obtenidos tras los análisis de <sup>13</sup>C-CP/MAS-NMR de las muestras de suelo (0-5 cm) de bosque de los tres tipos de ecosistemas estudiados.

Se observó en la materia orgánica de todos estos suelos un predominio de átomos de C doblemente unidos a oxígeno y a otros átomos de C pertenecientes a estructuras tales como grupos de C aromático, fenólico y carbonílico (Tabla 13), representando en todos ellos más del 54 % de la totalidad del espectro y coincidiendo con los resultados obtenidos para otros suelos de ecosistemas forestales de la misma región (Fernández *et al.*, 2012a, b). En este caso, se distinguieron diferencias en cuanto a la composición de la materia orgánica en función del tipo de especie forestal considerada, siendo los suelos bajo bosques de abedules los que presentaron una materia orgánica con predominio de los grupos de C alifático, acetático y carbonílico (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ), alcanzando la suma de todos ellos más del 60 % de la totalidad del espectro, frente al 34 y 36 % exhibido por los suelos bajo castaños y robles, respectivamente (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ). Sin embargo, los compuestos de C *N*-alquílicos, *O*-alquílicos y fenólicos fueron más abundantes (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ) en la materia orgánica de los suelos que presentan robles y castaños como especie forestal dominante. La mayor proporción de compuestos carbonílicos observada en los suelos bajo abedulares podría ser indicativo de la existencia de



procesos de degradación oxidativa de la materia orgánica (Quideau *et al.*, 2000) y la preponderancia de estructuras alifáticas frente a fenólicas puede ser indicativa de la presencia de cutinas y/o suberinas (Rumpel *et al.*, 2002), apuntando a una materia orgánica pobremente humificada (Knicker *et al.*, 2006) en concordancia con su mayor relación C/N.

**Tabla 13.** Distribución porcentual de los distintos grupos funcionales determinados mediante  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR por integración del espectro obtenido para los 5 cm superiores del suelo de los bosques de robles, castaños y abedules, junto con el porcentaje de aromaticidad y el índice de polaridad.

Suelo 0-5cm	Califático 0-45 ppm	C N-alquílico 45-65 ppm	C O-alquílico 65-95 ppm	C acetálico 95-112 ppm	C aromático 112-140 ppm	C fenólico 140-160 ppm	C carbonílico 160-220 ppm	A %	IP
<b>Q. robur</b>	9,6	8,9	16,6	10,9	22,9	15,6	15,5	45,9	1,1
<b>C. sativa</b>	6,3	6,6	16,5	13,5	27,9	15,2	14,0	50,2	1,0
<b>B. alba</b>	13,5	0,9	7,3	17,7	26,5	9,6	24,5	47,8	1,0

A: porcentaje de aromaticidad; IP: índice de polaridad

Por otro lado, la acumulación observada en los suelos estudiados de compuestos recalcitrantes como C aromáticos, fenólicos y alifáticos (difícilmente degradables y más resistentes a la descomposición por los microorganismos según Quideau *et al.*, 2000; Ussiri y Johnson, 2003; González-Pérez *et al.*, 2007; Marschner *et al.*, 2008) frente a C O-alquílicos y N-alquílicos (de carácter lábil según Sjögersten *et al.*, 2003, Simpson y Simpson, 2012), refleja la degradación preferente de polisacáridos y proteínas fácilmente degradables y la preservación selectiva de lignina (aromáticos) y compuestos alifáticos (alquiles) que tiene lugar durante la descomposición del material vegetal y los procesos de humificación de la materia orgánica (Melillo *et al.*, 1989; Kögel-Knabner *et al.*, 1990, 1992; Hempfling *et al.*, 1991; Baldock *et al.*, 1992; Quideau *et al.*, 2000; Prescott *et al.*, 2004; Marschner *et al.*, 2008), de ahí que la cuantificación de estos compuestos suela ser utilizada como indicador del grado de humificación (Kavdir *et al.* 2005; González-Pérez *et al.*, 2007). De acuerdo con este hecho, y tomando como referencia el porcentaje de aromaticidad como índice para caracterizar la extensión de

la humificación de la materia orgánica durante estos procesos (Dai *et al.*, 2001; Kavdir *et al.*, 2005), se observaron para todos los ecosistemas estudiados, tanto de robles y castaños como de abedules, altos grados de humificación en la materia orgánica de los 5 cm superiores del suelo, representados por porcentajes de aromaticidad mayores del 45 %, al igual que los encontrados por Fernandez *et al.* (2012a,b) para suelos de la misma región y ligeramente superiores a los constatados por otros autores en suelos forestales de otras regiones geográficas (Kavdir *et al.*, 2005; González-Pérez *et al.*, 2007). La elevada presencia de compuestos de C aromáticos y fenólicos en los suelos forestales gallegos, parece señalar un alto grado de humificación y estabilización de su materia orgánica. En esta experiencia, los mayores valores de aromaticidad fueron los presentados por la materia orgánica de los suelos bajo castaños, con más del 50 %, seguidos de abedules y robles, con un 48 y un 46 %, respectivamente, indicativo todo ello de una materia orgánica ligeramente más humificada en los suelos bajo castaños y que coincide con la menor relación C/N de los suelos de estos ecosistemas.

En cuanto a la hidrofobicidad de la materia orgánica, cuantificada mediante el índice de polaridad, se observaron en todos los suelos estudiados valores muy similares, siempre mayores de 1 y dentro del rango aportado por otros autores para bosques españoles (Knicker *et al.*, 2006; Fernandez *et al.*, 2012a,b). No se observaron diferencias significativas en cuanto a este parámetro entre los distintos tipos de ecosistemas.

En resumen, los resultados obtenidos reflejan la diferente composición química que presenta la materia orgánica edáfica de los suelos de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados, observándose una predominancia o una mayor tendencia a la conservación de las estructuras más recalcitrantes de la materia orgánica, tales como C alifático en los suelos bajo bosques de abedul al compararlos con los de robles o castaños, mientras que en éstos dos últimos se da una mayor presencia de compuestos *O*-alquílicos o *N*-alquílicos que podrían corresponder a compuestos derivados de carbohidratos, más fácilmente degradables.

#### 4.1.2.2.2. Distribución isotópica ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) a lo largo del perfil edáfico

Para el estudio de la composición isotópica del suelo en los ecosistemas de robles, castaños y abedules se realizaron determinaciones de  $^{13}\text{C}$  tanto en la capa de 0 a 15 cm como a lo largo del perfil edáfico (0-5, 5-15, >15 cm). Los análisis de la concentración de  $^{13}\text{C}$  a niveles de abundancia natural de la materia orgánica edáfica pusieron de manifiesto que no sólo existieron diferencias entre los distintos ecosistemas forestales como consecuencia de la especie arbórea dominante sino también en función de su localización dentro del perfil del suelo.

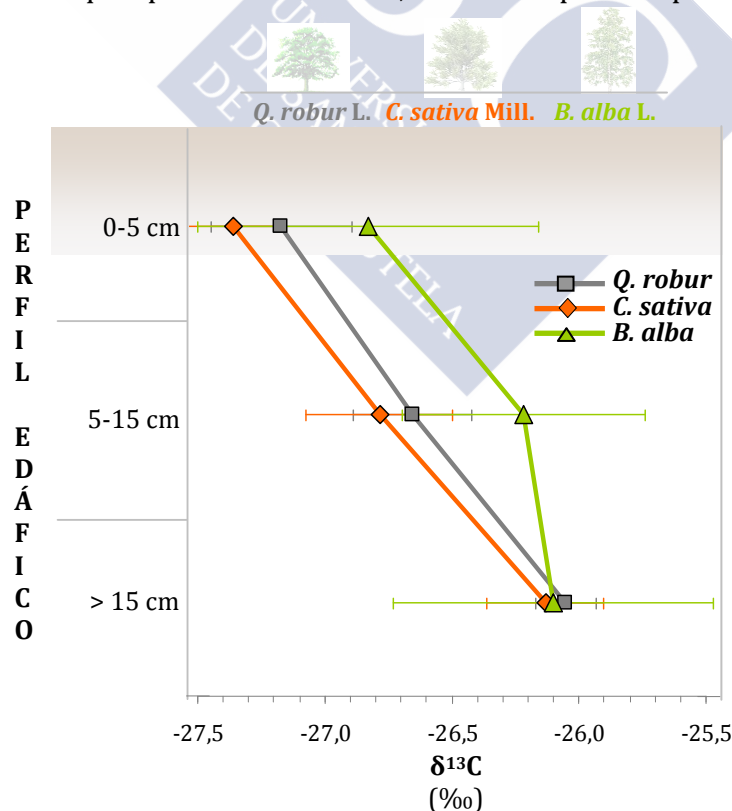
En la tabla 14 aparecen recogidos los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para las tres profundidades de suelo (0-5 cm, 5-15 cm y >15 cm) así como para las muestras correspondientes a los 15 cm superiores del mismo de los 12 ecosistemas forestales estudiados.

**Tabla 14.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) de los 15 cm superiores del suelo así como de las capas correspondientes a las profundidades de 0-5 cm, 5-15 cm y >15 cm consideradas para el estudio del perfil edáfico de los tres tipos de ecosistemas forestales (media $\pm$ DE, n=2).

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	VALORES DE $\delta^{13}\text{C}$ (‰)			
		0-15 cm	0-5 cm	5-15 cm	>15 cm
<i>Q. robur</i>	Qr1	-26,6 $\pm$ 0,0	-27,0 $\pm$ 0,0	-26,4 $\pm$ 0,0	-26,0 $\pm$ 0,0
	Qr2	-27,1 $\pm$ 0,0	-27,5 $\pm$ 0,0	-27,0 $\pm$ 0,0	-26,2 $\pm$ 0,0
	Qr3	-26,6 $\pm$ 0,0	-26,9 $\pm$ 0,0	-26,5 $\pm$ 0,0	-26,0 $\pm$ 0,1
	Qr4	-27,0 $\pm$ 0,0	-27,3 $\pm$ 0,0	-26,7 $\pm$ 0,0	-26,0 $\pm$ 0,0
	media $\pm$ DE	-26,8 $\pm$ 0,3	-27,2 $\pm$ 0,3	-26,7 $\pm$ 0,2	-26,1 $\pm$ 0,1
<i>C. sativa</i>	Cs1	-27,2 $\pm$ 0,0	-27,6 $\pm$ 0,0	-27,0 $\pm$ 0,1	-26,5 $\pm$ 0,1
	Cs2	-26,8 $\pm$ 0,1	-27,3 $\pm$ 0,0	-26,5 $\pm$ 0,1	-25,9 $\pm$ 0,0
	Cs3	-26,8 $\pm$ 0,1	-27,4 $\pm$ 0,0	-27,1 $\pm$ 0,0	-26,1 $\pm$ 0,1
	Cs4	-26,9 $\pm$ 0,0	-27,2 $\pm$ 0,0	-26,6 $\pm$ 0,0	-26,0 $\pm$ 0,1
	media $\pm$ DE	-26,9 $\pm$ 0,2	-27,4 $\pm$ 0,2	-26,8 $\pm$ 0,3	-26,1 $\pm$ 0,1
<i>B. alba</i>	Ba1	-25,8 $\pm$ 0,0	-26,3 $\pm$ 0,0	-25,8 $\pm$ 0,0	-25,7 $\pm$ 0,0
	Ba2	-26,0 $\pm$ 0,0	-26,5 $\pm$ 0,0	-26,0 $\pm$ 0,0	-26,6 $\pm$ 0,0
	Ba3	-26,7 $\pm$ 0,0	-26,7 $\pm$ 0,0	-26,2 $\pm$ 0,0	-26,2 $\pm$ 0,0
	Ba4	-27,2 $\pm$ 0,0	-27,8 $\pm$ 0,0	-26,9 $\pm$ 0,0	-27,0 $\pm$ 0,0
	media $\pm$ DE	-26,4 $\pm$ 0,6	-26,8 $\pm$ 0,7	-26,2 $\pm$ 0,5	-26,1 $\pm$ 0,6

Los contenidos en  $^{13}\text{C}$  de todos los suelos estudiados están incluidos dentro del rango de valores publicados para suelos desarrollados bajo vegetación  $\text{C}_3$  (Balesdent *et al.*, 1993; Arrouays *et al.*, 1995; Boutton *et al.*, 1998; González-Prieto *et al.*, 1999; Garten *et al.*, 2000; Spaccini *et al.*, 2000). Sin embargo, dichos contenidos difirieron

sustancialmente en función del tipo de especie forestal dominante. Así, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  analizados a lo largo del perfil edáfico en los tres tipos de ecosistemas forestales mostraron en general una materia orgánica con mayor riqueza en este isótopo en los suelos donde la especie forestal dominante es *B. alba* (Fig. 28). Este enriquecimiento en  $\delta^{13}\text{C}$  fue más evidente al considerar las dos capas más superficiales del suelo (0-5 cm y 5-15 cm), mientras que a partir de los 15 cm de profundidad las diferencias en  $\delta^{13}\text{C}$  entre la materia orgánica de los tres tipos de ecosistemas se redujeron considerablemente hasta alcanzar valores muy similares en este isótopo. De esta forma, los valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  correspondientes a la materia orgánica de los suelos bajo bosques de abedules se diferenciaron significativamente (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) de los encontrados en los suelos bajo robles y castaños en más de 0,30 y 0,50 ‰ en los primeros 5 cm de suelo, y hasta 0,44 y 0,57 ‰ en la capa inmediatamente inferior (5-15 cm), con diferencias que apenas alcanzaron 0,01 ‰ en capas más profundas (>15 cm).



**Figura 28.** Representación de la composición isotópica  $^{13}\text{C}$  (medias $\pm$ DE, n=4) a lo largo del perfil edáfico para los ecosistemas forestales de robles, castaños y abedules estudiados.

Otros investigadores también encontraron contenidos en  $^{13}\text{C}$  significativamente diferentes en suelos bajo distintos tipos de vegetación arbórea (Balesdent *et al.*, 1993; Garten *et al.*, 2000; Fernandez *et al.*, 2005; 2006b; Wang *et al.*, 2008). Además del efecto de la especie, estos autores igualmente señalaron la existencia de otros factores a tener en cuenta a la hora de explicar las diferencias observadas en cuanto al contenido en  $^{13}\text{C}$  en los suelos que estudiaron, como fueron determinadas propiedades edáficas o diversas variables climáticas, fundamentalmente la precipitación y/o la temperatura ambiental. En el presente estudio, la mayor riqueza en  $^{13}\text{C}$  fue la que presentaron los suelos de ecosistemas de abedules, lo que coincidió con suelos más ácidos y con mayores contenidos en  $\text{Al}^{3+}$  y que se reflejó en las correlaciones estadísticamente significativas existentes entre el Al intercambiable en los primeros 15 cm de suelo y el valor de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r=+0,634$ ;  $P\leq 0,03$ ), con signo positivo, y entre este parámetro y el pH del suelo ( $r=-0,745$ ;  $P\leq 0,005$ ), con signo negativo, correlación que también fue encontrada por otros autores en suelos de ecosistemas gallegos desarrollados sobre el mismo tipo de roca (Fernandez *et al.*, 2006b). En cuanto a la precipitación, no se detectó un efecto significativo de la precipitación media anual sobre el contenido en  $^{13}\text{C}$  de los suelos forestales estudiados, tal como observaron otros investigadores, siendo en cambio en el presente estudio la altitud y la temperatura los factores ambientales que parecen estar influyendo en mayor medida sobre la composición isotópica de la materia orgánica del suelo de los 12 ecosistemas forestales seleccionados. Así, la materia orgánica procedente de los suelos de bosques situados a altitudes mayores presentaron contenidos en  $^{13}\text{C}$  más altos, o una materia orgánica más enriquecida en  $^{13}\text{C}$ , que la correspondiente a bosques localizados a menor altitud, efecto que quedó reflejado en las correlaciones positivas estadísticamente significativas encontradas entre la altitud a la que se localizan cada una de las parcelas y los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para las capas de 0-5 cm ( $r=+0,872$ ;  $P\leq 0,001$ ), 5-15 cm ( $r=+0,834$ ;  $P\leq 0,001$ ) y >15 cm ( $r=+0,657$ ;  $P\leq 0,02$ ). Respecto a la temperatura ambiente, estrechamente relacionada con la altitud, se correlacionó negativamente con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las capas edáficas de 0-5 cm ( $r=-0,742$ ;  $P\leq 0,006$ ) y de 5-15 cm ( $r=-0,749$ ;  $P\leq 0,005$ ), sin detectarse un efecto significativo de este parámetro sobre la composición isotópica en  $^{13}\text{C}$  de la capa >15 cm.

En todos los ecosistemas se observó un enriquecimiento progresivo en  $^{13}\text{C}$  de la materia orgánica edáfica a medida que se profundizó en el perfil del suelo (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ), que parece estar relacionado con los diferentes procesos bioquímicos que tienen lugar en el suelo durante la incorporación al mismo de los nuevos aportes orgánicos, así como durante la descomposición y la humificación de la materia orgánica edáfica (Fernandez *et al.* 2005). Los mayores incrementos en  $^{13}\text{C}$  se dieron entre las capas de 0-5 cm y 5-15 cm de profundidad, de tal manera que las diferencias en los valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  entre dichas capas fueron de 0,52, 0,57 y 0,61 ‰ para los suelos de ecosistemas de robles, castaños y abedules, respectivamente, observándose comportamientos similares entre los tres tipos de ecosistemas. Sin embargo, al profundizar en el perfil edáfico se pusieron de nuevo de manifiesto algunas diferencias entre el contenido en  $^{13}\text{C}$  en función del tipo de especie forestal bajo la que se desarrollan los suelos. Así, el enriquecimiento en  $^{13}\text{C}$  observado en la materia orgánica a partir de los 15 cm fue significativamente mayor (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ) en los suelos de bosques de robles y castaños que en los suelos de abedules, con diferencias en cuanto a los valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  entre las dos capas subsuperficiales consideradas de 0,60 y 0,65 ‰ en los suelos de robledales y castañares respectivamente, frente al 0,12 ‰ en los suelos de abedulares, donde el enriquecimiento isotópico fue menos perceptible en profundidad.

A pesar de que el incremento del valor de  $\delta^{13}\text{C}$  a lo largo del perfil edáfico es un hecho ampliamente observado en todos aquellos suelos bajo vegetación  $\text{C}_3$  (Nadelhoffer y Frey, 1988; Balesdent *et al.*, 1993; Balesdent y Balabane, 1996; Garten *et al.*, 2000; Jobbágy y Jackson, 2000; Fernandez *et al.*, 2005, 2006a,b; entre otros), exceptuando las turberas, con tasas de descomposición reducidas e importantes contenidos en C acumulado (Stout *et al.*, 1981), las causas de dicha variación vertical aún no están totalmente definidas. No obstante, se han propuesto varias hipótesis, en ningún caso excluyentes, que podrían explicar las diferencias observadas. Una de ellas es la que atribuye el incremento de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  con la profundidad a la mezcla de las nuevas entradas de C al suelo (fundamentalmente a partir de la hojarasca, normalmente empobrecida en  $^{13}\text{C}$  respecto a la materia orgánica del suelo, en combinación con el C aportado por los microorganismos descomponedores) con el C más antiguo ya existente

en el mismo, conocida como la hipótesis de "*C-mixing*" (Nadelhoffer y Fry 1988; Wedin *et al.* 1995). Bajo la denominación de "*Efecto Suess*" se engloba una segunda hipótesis, la cual considera que incrementos de hasta un 1,5 ‰ en este gradiente podrían ser explicados por el descenso en  $\delta^{13}\text{C}$  del  $\text{CO}_2$  atmosférico que ha tenido lugar desde el inicio del siglo XVIII (Boström *et al.*, 2007) como consecuencia de la introducción en la atmósfera de  $\text{CO}_2$  empobrecido en este isótopo procedente de la quema de combustibles fósiles (Francey *et al.*, 1999), disminuyendo aproximadamente un 1,3 ‰ en los últimos 200 años (Friedli *et al.*, 1986, Troler *et al.*, 1996). Por último, existe una tercera hipótesis, que algunos han denominado "*Hipótesis del fraccionamiento isotópico*", que relaciona el aumento en  $^{13}\text{C}$  en profundidad con su discriminación durante la biodegradación (Macko y Estep 1984; Mary *et al.*, 1992; Fernandez y Cadisch 2003; Fernández *et al.*, 2003; 2005) y con el consumo preferente de compuestos enriquecidos en  $^{12}\text{C}$  por parte de los microorganismos del suelo durante la descomposición de la materia orgánica (Stout *et al.*, 1981; Nadelhoffer y Fry, 1988; Tu y Dawson 2005; Boström *et al.*, 2007).

Por tanto, de acuerdo con los datos analizados hasta ahora, se pone de manifiesto la existencia de dos factores principales que parecen estar influyendo sobre la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  de los suelos de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados; por un lado, el tipo de especie arbórea dominante, que va a condicionar la calidad y la cantidad de los aportes de C y como consecuencia su posterior incorporación al suelo, y por otro, la altitud y la temperatura, que van a modificar las tasas de renovación de la materia orgánica y con ello los procesos de humificación y mineralización que tienen lugar en el medio edáfico.

#### **4.1.2.3. Dinámica de mineralización de la materia orgánica**

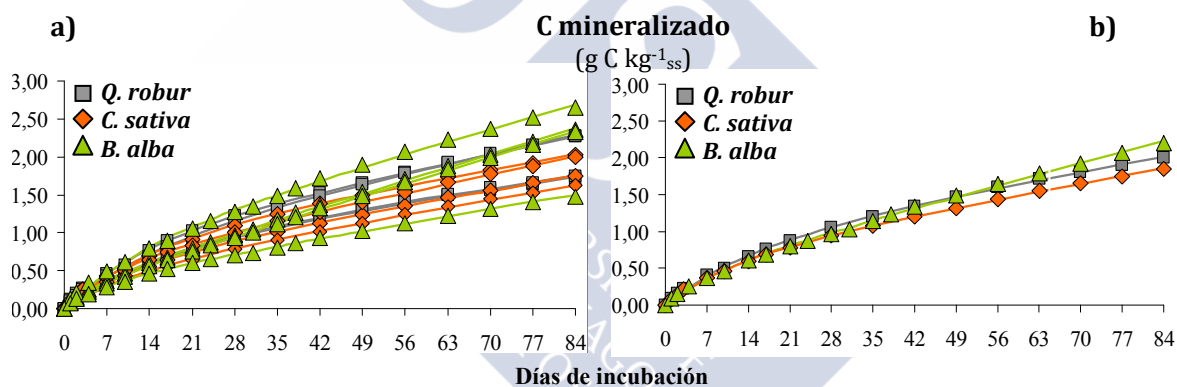
##### **4.1.2.3.1. Mineralización potencial del carbono del suelo**

Para cuantificar la mineralización potencial de la materia orgánica edáfica procedente de los 12 ecosistemas forestales seleccionados, se llevaron a cabo en el laboratorio incubaciones de larga duración (12 semanas) de los primeros 15 cm de suelo bajo



condiciones controladas de temperatura y humedad, realizando periódicamente medidas del CO<sub>2</sub> liberado por cada una de las muestras de suelo.

Al representar los valores medios acumulados del C-CO<sub>2</sub> liberado por los suelos forestales de robledales, castaños o abedulares a lo largo de las 12 semanas de incubación (Fig. 29a), se puso de manifiesto que en todos ellos la cinética de mineralización presentó curvas con una pendiente ligeramente pronunciada durante la primera semana, que se redujo a medida que avanzó el proceso degradativo. En cuanto a los g de C mineralizado por kg de suelo seco al final de la incubación, se observó que, aunque las diferencias entre ellos fueron apreciables, los valores obtenidos se encontraron prácticamente dentro del intervalo habitual para suelos de estas características (Fernandez *et al.*, 2010a, 2012a,b).



**Figura 29.** a) Valores acumulados de C-CO<sub>2</sub> liberado por la capa superficial del suelo (0-15 cm) durante las 12 semanas de incubación para cada uno de los 12 ecosistemas estudiados. Las líneas se corresponden a los valores pronosticados por el modelo cinético exponencial doble [ $C_t = C_0(1 - e^{-k_1 t}) + C_R(1 - e^{-k_2 t})$ ] propuesto por Andrén y Paustian (1987) y los símbolos representan los datos experimentales obtenidos durante las incubaciones bajo condiciones controladas de laboratorio. (b). Valores medios (n=4) para cada tipo de ecosistema.

Con objeto de comparar de forma global la actividad observada en función del tipo de ecosistema, se obtuvieron nuevas curvas de mineralización (Fig. 29b) utilizando para ello los valores medios de C mineralizado por las cuatro parcelas correspondientes a cada uno de los distintos ecosistemas (robledales, castaños y abedulares) a lo largo de todo el periodo de estudio. En este caso, el valor medio del C mineralizado por cada tipo de bosque al final de la incubación fue muy similar en los tres ecosistemas considerados, con valores de 1,9, 2,0 y 2,2 g de C kg<sup>-1</sup>ss para los bosques de castaños,

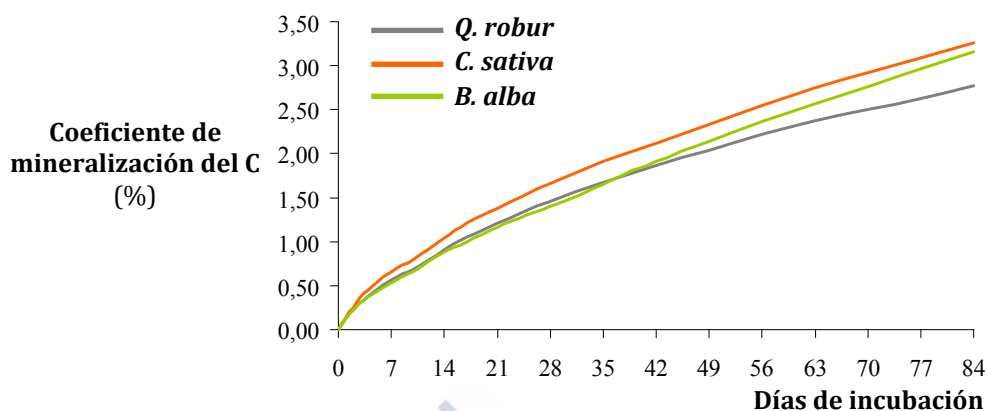


robles y abedules, respectivamente (Tabla 15), poniendo nuevamente de manifiesto la relativamente baja actividad de mineralización potencial de la materia orgánica de estos suelos, algo usual en los bosques gallegos.

La relación entre la capacidad potencial de mineralización de la materia orgánica edáfica y el contenido total en C de los suelos queda reflejada en la correlación estadísticamente significativa encontrada entre la concentración inicial de C edáfico y el C mineralizado al final de la incubación ( $r=+0,744$ ;  $P\leq 0,005$ ). Se observó también una correlación estadísticamente significativa entre el C mineralizado y el C.I.C.e ( $r=+0,599$ ;  $P\leq 0,04$ ) así como entre la cantidad de C mineralizado y el contenido en N del suelo ( $r=+0,583$ ;  $P\leq 0,05$ ), poniendo de manifiesto la influencia de la materia orgánica sobre el ciclo biogeoquímico de nutrientes dada la liberación de los mismos al medio edáfico que tiene lugar como consecuencia de la mineralización de la materia orgánica.

Al considerar como índice de actividad el coeficiente de mineralización de la materia orgánica, expresado como el porcentaje de C mineralizado por unidad de C ( $C_{\min}/C \times 100$ ) y que permite una mejor comparación entre suelos con diferentes contenidos orgánicos (Fig. 30), se observó que en ninguno de estos suelos dicho coeficiente superó el 4 % del C edáfico total, confirmándose de nuevo la relativamente baja actividad de mineralización de la materia orgánica de los suelos forestales gallegos (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008; Fernández *et al.*, 2004, 2006; 2010a,b, 2012a,b). Así, los porcentajes medios al final de la incubación de los suelos bajo bosques de robles, abedules y castaños fueron del 2,8, 3,2 y 3,3 %, respectivamente (Tabla 15).

En este caso, al contrario de lo que ocurría con el otro índice de mineralización, se encontró una correlación negativa estadísticamente significativa entre el coeficiente de mineralización y el contenido total en C edáfico ( $r=-0,646$ ;  $P\leq 0,02$ ), asociando bajas tasas de mineralización a suelos con una mayor acumulación en materia orgánica.



**Figura 30.** Curvas acumuladas de los valores medios ( $n=4$ ) del coeficiente de mineralización del C en la capa superior (0-15 cm) de suelo correspondientes a los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados.

Con el fin de comparar entre sí la cinética de mineralización del C edáfico de los tres tipos de ecosistemas, los valores experimentales de C-CO<sub>2</sub> desprendido durante la incubación se ajustaron a diferentes modelos matemáticos, obteniendo en todos los casos los mejores resultados ( $R^2 \geq 0,998$ ) al utilizar el modelo exponencial doble propuesto por Andrén y Paustian (1987), por lo que únicamente se incluyen en este capítulo los parámetros cinéticos estimados mediante el mismo. Este modelo, como ya se señaló en el apartado de “Material y Métodos”, considera la existencia en el suelo de dos reservas orgánicas de diferente labilidad y velocidad de mineralización, siendo uno de los más utilizados para estimar las distintas fracciones de la materia orgánica, ya que permite la cuantificación de la fracción orgánica lábil y recalcitrante en función de su cinética de mineralización (Townsend *et al.*, 1997; Katterer *et al.*, 1998; Álvarez y Álvarez, 2000; Dalias *et al.*, 2001a; McLauchland y Hobbie, 2004; Sleutel *et al.*, 2005). En los suelos estudiados los valores de los parámetros cinéticos obtenidos a partir de este modelo (Tabla 15) se encuentran dentro de los rangos señalados por otros autores para suelos bajo ecosistemas similares (Fernández *et al.* 2004, 2006a,b, 2010a; 2012a,b; Rey y Jarvis, 2006; Rey *et al.*, 2008; Curiel-Yuste *et al.*, 2010).

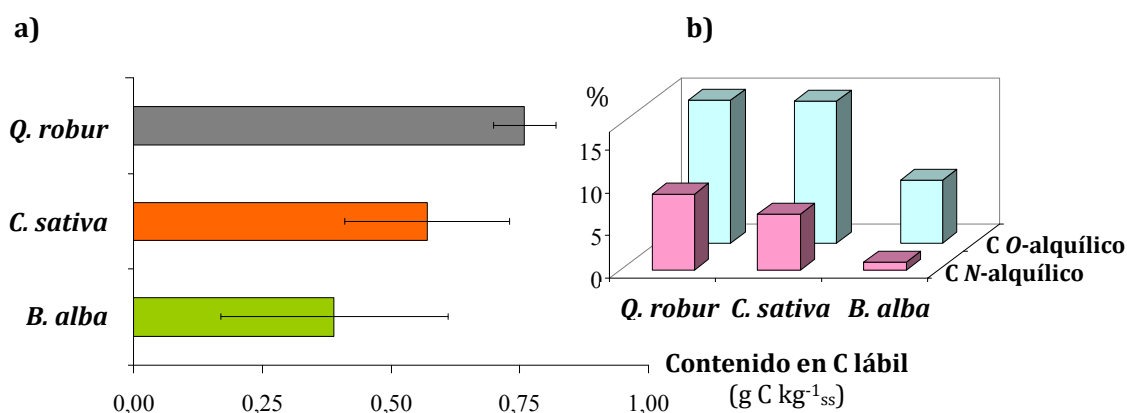
**Tabla 15.** Índices de mineralización potencial y parámetros cinéticos correspondientes a los suelos de los ecosistemas de robles, castaños y abedules obtenidos tras incubar la capa superior de suelo (0-15 cm) en el laboratorio durante 12 semanas en condiciones controladas de humedad y temperatura y después de ajustar los valores experimentales de C-CO<sub>2</sub> desprendido a la ecuación de primer orden del modelo cinético exponencial doble [ $C_t = C_0(1 - e^{-kt}) + C_R(1 - e^{-ht})$ ] propuesto por Andrén y Paustian (1987).

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Mineralización potencial			Parámetros cinéticos				
		C	Media ± DE (n=5)	Coefficiente de mineralización (%)	C <sub>0</sub> (g C kg <sup>-1</sup> ss)	k (día <sup>-1</sup> )	C <sub>R</sub> (g C kg <sup>-1</sup> ss)	hx10 <sup>4</sup> (día <sup>-1</sup> )	R <sup>2</sup>
<i>Q. robur</i>	Qr1	1,72±0,08		2,82±0,14	0,73±0,08	0,06±0,01	60,12	2,03±0,18	0,998
	Qr2	1,75±0,07		3,02±0,12	0,71±0,05	0,07±0,01	57,17	2,22±0,20	0,999
	Qr3	2,27±0,05		2,23±0,05	0,84±0,05	0,07±0,01	100,84	1,70±0,08	0,999
	Qr4	2,28±0,08		3,01±0,11	0,77±0,07	0,07±0,01	74,89	2,46±0,12	0,999
	media±DE	<b>2,00±0,31</b>		<b>2,77±0,37</b>	<b>0,76±0,06</b>	<b>0,07±0,01</b>	<b>73,26±19,96</b>	<b>2,10±0,32</b>	
<i>C. sativa</i>	Cs1	2,03±0,06		3,41±0,11	0,79±0,05	0,07±0,01	58,58	2,58±0,13	0,999
	Cs2	1,74±0,10		4,05±0,23	0,52±0,03	0,08±0,07	42,48	3,53±0,10	0,999
	Cs3	1,99±0,08		2,95±0,11	0,53±0,03	0,11±0,01	67,12	2,66±0,07	0,999
	Cs4	1,62±0,04		2,66±0,06	0,41±0,03	0,09±0,01	60,62	2,42±0,07	0,999
	media±DE	<b>1,85±0,20</b>		<b>3,27±0,61</b>	<b>0,56±0,16</b>	<b>0,09±0,02</b>	<b>57,20±10,47</b>	<b>2,80±0,50</b>	
<i>B.alba</i>	Ba1	2,36±0,35		2,81±0,23	0,28±0,01	0,16±0,02	83,68	3,04±0,03	0,999
	Ba2	2,33±0,07		3,11±0,33	0,24±0,01	0,15±0,02	74,42	3,42±0,03	1,000
	Ba3	2,65±0,21		3,57±0,16	0,72±0,07	0,08±0,01	73,42	3,25±0,14	0,998
	Ba4	1,48±0,13		3,13±0,22	0,32±0,02	0,12±0,01	46,79	3,04±0,06	0,999
	media±DE	<b>2,21±0,50</b>		<b>3,16±0,31</b>	<b>0,39±0,22</b>	<b>0,13±0,04</b>	<b>69,58±15,88</b>	<b>3,19±0,18</b>	

C<sub>0</sub>: cantidad de C lábil (g C kg<sup>-1</sup> ss); **k**: velocidad de mineralización instantánea de la fracción lábil (día<sup>-1</sup>); C<sub>R</sub>: cantidad de C recalcitrante C-Co (g C kg<sup>-1</sup> ss); **h**: velocidad de mineralización instantánea de la fracción recalcitrante (día<sup>-1</sup>); **R<sup>2</sup>**: coeficiente de determinación; **DE**: desviación estándar.

Los parámetros cinéticos obtenidos mediante el ajuste de los datos de mineralización al modelo exponencial doble pusieron de manifiesto el bajo contenido en C lábil que presentaron los 12 suelos forestales estudiados, que en algunos casos no alcanzó el 1 % del C edáfico total. Las mayores concentraciones se encontraron en los suelos bajo robledales, con un valor medio de 1,06 %, y significativamente superiores (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ) a las de los suelos bajo abedulares, donde se observó un menor contenido medio (0,57 %), lo que situó a los suelos bajo bosques de castaños, cuyo valor alcanzó el 1,00 %, en una posición intermedia aunque con una concentración en C lábil más próxima a la de robles que a la de abedules.

Los contenidos en C lábil observados en cada tipo de ecosistema concuerdan con la distribución de los distintos grupos orgánicos funcionales obtenidos mediante técnicas de  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR, cuyos resultados se hallan incluidos en el apartado 4.1.2.2.1. donde se describió la composición química de la materia orgánica edáfica para cada uno de los ecosistemas estudiados. Tras dichos análisis se concluyó que en la materia orgánica de los suelos bajo bosques de robles y castaños las estructuras más fácilmente biodegradables (C *N*-alquílico y *O*-alquílico fundamentalmente) fueron más abundantes que en la de los suelos de abedulares, hecho que concuerda con los mayores contenidos en C lábil estimados mediante el modelo cinético y que aparecen reflejados en la figura 31. Posiblemente la mineralización de compuestos con estos grupos funcionales más accesibles a los microorganismos, que podrían representar una proporción apreciable en el contenido total de C lábil, se produjo durante las primeras semanas del proceso degradativo, pudiendo ser por tanto responsables de la mayor parte de la cantidad de  $\text{CO}_2$  liberado como consecuencia de la mineralización de la materia orgánica edáfica durante dicho periodo. Esto se reflejó en la correlación positiva encontrada entre el C mineralizado en etapas iniciales del periodo de incubación y el contenido en C lábil ( $r \leq +0,593$ ;  $P \leq 0,005$ ; para los días 1, 2, 7, 10, 14, 17, 21, 28 y 35).



**Figura 31.** (a) Contenido en C lábil (valores medios±DE, n=4) de la materia orgánica de los suelos bajo los tres tipos de ecosistemas forestales, expresado en g C kg<sup>-1</sup>ss; (b) porcentaje de los grupos orgánicos funcionales C N-alquílico y C O-alquílico obtenidos mediante <sup>13</sup>C CP/MAS NMR.

Los valores medios de la velocidad de mineralización instantánea de la fracción orgánica lábil en los suelos bajo bosques de abedules (0,13 día<sup>-1</sup>) fue significativamente mayor (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) que la estimada en los suelos bajo robles (0,07 día<sup>-1</sup>) y castaños (0,09 día<sup>-1</sup>), a pesar de presentar los abedulares menores contenidos en C lábil. La labilidad de esta fracción podrían estar relacionada, entre otros factores, con un mayor porcentaje en grupos carbonílicos, entre los que se encuentran los C carboxílicos, usualmente asociados con ácidos orgánicos y péptidos (Webster *et al.*, 2000; Fernandez *et al.*, 2003) y considerados como una fuente importante de C lábil (Boudot, 1992; Jones y Darrah, 1994; Van Hees *et al.*, 2002), por lo que favorecería su rápida descomposición por parte de los microorganismos. La importancia de los ácidos carboxílicos en el suelo, ya señalada por diversos autores, se debe, entre otros aspectos, a su destacada participación en los procesos de alteración y liberación de cationes al suelo mineral, aumentando la disponibilidad de nutrientes en la rizosfera para plantas y hongos (Marschner y Römheld, 1994; Jongmans *et al.*, 1997; Leyval y Berthelin, 1997; Ström, 1997) y facilitando la solubilidad de fosfatos, además de contribuir al descenso de la toxicidad del Al para las raíces de las plantas por complejación (Fox *et al.*, 1990; Gerke *et al.*, 1994, 2000; Pellet *et al.*, 1995; Jones *et al.*, 1996; Ma y Miyasaka, 1998). Este elemento, en general abundante en todos los suelos

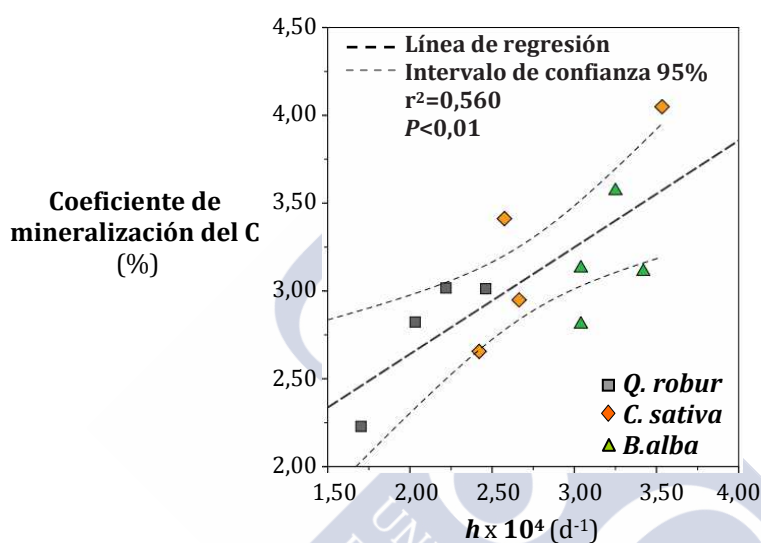
analizados, predomina fundamentalmente en los suelos bajo abedulares (en su forma libre  $\text{Al}^{3+}$ ), donde además se observa una mayor abundancia de grupos carbonílicos.

Con el fin de evaluar la importancia que tienen el tipo de especie arbórea dominante y el sustrato litológico sobre las diferencias observadas entre los suelos de los tres tipos de ecosistemas forestales en lo relativo a la fracción lábil de su materia orgánica, se aplicaron diferentes ANOVAS (de una o dos vías), tanto al contenido total en C lábil como a su velocidad de mineralización, considerando el tipo de especie forestal y la roca de partida. Los resultados de los ANOVAS de dos vías pusieron de manifiesto la existencia de una interacción notable entre ambos factores, observándose un efecto significativo de la interacción de la especie forestal dominante con el sustrato litológico sobre el contenido en C lábil ( $P \leq 0,001$ ) así como sobre su velocidad de descomposición ( $P \leq 0,01$ ).

Por otra parte, la fracción de la materia orgánica edáfica más recalcitrante superó en todos los suelos el 98 % de la totalidad del C edáfico, observándose una amplia variabilidad entre los 12 bosques analizados. Los suelos de ecosistemas de robles presentaron concentraciones de C recalcitrante ligeramente mayores que las de los suelos bajo abedulares o castaños, con valores medios de  $73 \text{ g C kg}^{-1}_{\text{ss}}$  frente a los 70 o  $57 \text{ g C kg}^{-1}_{\text{ss}}$  de estos dos últimos. La velocidad de mineralización instantánea de esta fracción, tal como era de esperar menor (menos de 200 veces) que la estimada para la fracción más lábil del C, mostró valores medios de 2,10, 2,80 y  $3,19 \cdot 10^{-4} \text{ día}^{-1}$  para la materia orgánica de los suelos bajo bosques de robles, castaños y abedules, respectivamente, siendo la labilidad de la materia orgánica recalcitrante de los robledales significativamente menor que la estimada para los castaños y abedulares (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ), resultados que van en el mismo sentido que lo anteriormente señalado para la fracción orgánica más lábil.

Tal como se observa en la figura 32, en el caso de la fracción más recalcitrante de la materia orgánica, se encontró una correlación positiva estadísticamente significativa ( $r = +0,748$ ;  $P \leq 0,005$ ) entre el coeficiente de mineralización del C y la labilidad de esta fracción ( $h$ ), indicativo de la importancia que la bio-accesibilidad de la fracción más

estable de la materia orgánica, fracción predominante en todos los suelos estudiados, tiene sobre la capacidad potencial de mineralización del C y que ya señalaron otros autores para suelos forestales de similares características (Cabaneiro *et al.*, 2008; Fernandez *et al.*, 2012a).



**Figura 32.** Correlación entre el coeficiente de mineralización del C y la velocidad de mineralización instantánea de la fracción recalcitrante de la materia orgánica correspondiente a los suelos bajo bosques de robles, castaños y abedules.

Las diferencias observadas en cuanto a la labilidad de la fracción más recalcitrante de la materia orgánica de los suelos del presente estudio podrían tener su origen, al igual que sucedía con la fracción del C lábil, no sólo en el tipo de vegetación que sustentan, que determina en buena parte el tipo y la calidad de las entradas y salidas de C al medio edáfico, sino también en las características químicas del suelo sobre el que se desarrollan cada uno de los ecosistemas forestales estudiados. La relación entre la labilidad de la fracción más estable de la materia orgánica edáfica y el sustrato litológico se puso de manifiesto con la correlación negativa estadísticamente significativa ( $r=-0,614$ ;  $P\leq 0,03$ ) encontrada entre la velocidad de mineralización de dicha fracción y el contenido de los óxidos en Al del suelo, indicando que la mayor proporción de compuestos de Al amorfos, encontrada fundamentalmente en los suelos bajo bosques de robles, podría estar relacionada con una materia orgánica más estable



y difícilmente mineralizable, hecho que concuerda a su vez con lo observado en la fracción orgánica lábil anteriormente señalado, donde también existía una correlación estadísticamente significativa entre la velocidad de mineralización y el contenido en  $\text{Al}_2\text{O}_3$  del suelo ( $r=-0,607$ ;  $P\leq 0,04$ ).

Finalmente, tomando como base los parámetros cinéticos obtenidos mediante este mismo modelo exponencial doble (Andrén y Paustian, 1987) y aplicando las fórmulas propuestas por Patricio *et al.* (2012), se han calculado los tiempos de semi-vida y las tasas de renovación para las fracciones lábil y recalcitrante de la materia orgánica edáfica perteneciente a los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados, cuyos resultados se incluyen en la tabla 16. Así, el tiempo de semi-vida correspondiente a la fracción lábil de la materia orgánica de los suelos bajo robledales fue de 11 días, significativamente mayor que los 6 días estimados para los ecosistemas de abedul (ANOVA;  $P\leq 0,002$ ), encontrándose los bosques de castaños en una posición intermedia con 8 días como tiempo requerido para que el 50 % de su fracción orgánica lábil sea degradada.

Tal como era de esperar, la fracción orgánica más estable exhibió tiempos de semi-vida superiores a los de la fracción más lábil, con valores medios de más de 9 años para los robledales y de cerca de 7 y 8 años para los bosques de abedules y castaños, respectivamente. Al igual que sucedió con la fracción más lábil de la materia orgánica, en este caso las diferencias existentes entre robledales y abedulares resultaron estadísticamente significativas (ANOVA;  $P\leq 0,02$ ). Consecuentemente, las tasas de renovación para cada una de las fracciones orgánicas también mostraron valores diferentes entre los suelos de los tres tipos de bosques (ANOVA;  $P\leq 0,02$ ), ya que los valores medios estimados para las fracciones lábil y recalcitrante fueron más de 9, 12 o 15 días, y más de 8 años y medio, 10 o 13 años para los suelos bajo bosques de abedules, castaños o robles, respectivamente.

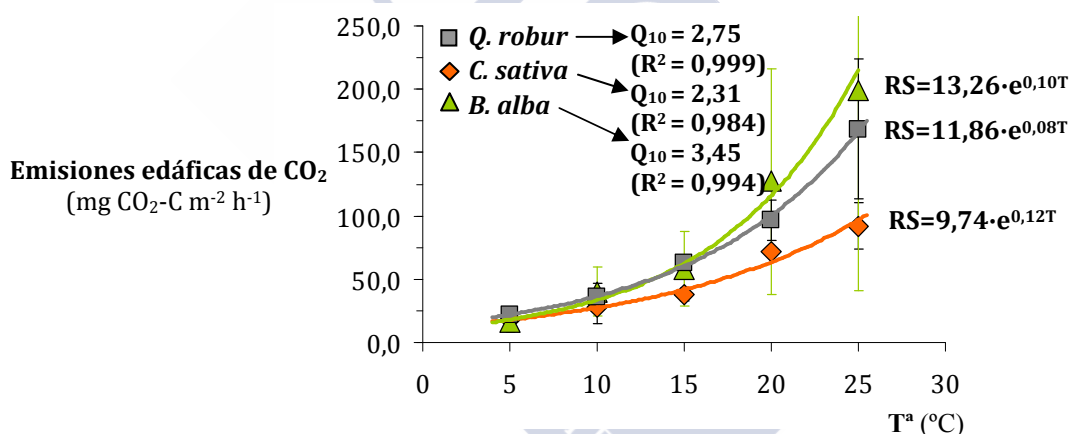
**Tabla 16.** Tiempos de semi-vida y tasas de renovación de la fracción lábil (*L*) y recalcitrante (*R*) de la materia orgánica edáfica perteneciente a los 15 cm superiores de suelo de los tres tipos de ecosistemas forestales obtenidos mediante la ecuación de primer orden del modelo cinético exponencial doble [ $C_t = C_0(1 - e^{-kt}) + C_R(1 - e^{-ht})$ ] propuesto por Andrén y Paustian (1987) y calculados de acuerdo con Patricio *et al.* (2012) como *tiempo de vida media* =  $0,693/k$  o *tasa de renovación* =  $1/k$  para la fracción lábil y *tiempo de vida media* =  $0,693/h$  o *tasa de renovación* =  $1/h$  para la fracción recalcitrante.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Fracción lábil		Fracción recalcitrante	
		Semi-vida <i>L</i> (meses)	Tasa de renovación <i>R</i> (meses)	Semi-vida <i>L</i> (meses)	Tasa de renovación <i>R</i> (meses)
<i>Q. robur</i>	Qr1	0,39	0,56	113,68	164,04
	Qr2	0,35	0,51	104,10	150,22
	Qr3	0,31	0,45	135,72	195,85
	Qr4	0,36	0,51	93,86	135,45
	media±DE	<b>0,35±0,03</b>	<b>0,51±0,05</b>	<b>111,84±17,86</b>	<b>161,39±25,77</b>
<i>C. sativa</i>	Cs1	0,33	0,47	89,71	129,45
	Cs2	0,28	0,40	65,37	94,32
	Cs3	0,21	0,31	86,71	125,13
	Cs4	0,27	0,39	95,42	137,68
	media±DE	<b>0,27±0,05</b>	<b>0,39±0,07</b>	<b>84,30±13,13</b>	<b>121,65±18,95</b>
<i>B. alba</i>	Ba1	0,14	0,20	76,11	109,83
	Ba2	0,16	0,22	67,62	97,58
	Ba3	0,30	0,43	71,06	102,53
	Ba4	0,19	0,27	75,89	109,51
	media±DE	<b>0,20±0,07</b>	<b>0,28±0,10</b>	<b>72,67±4,09</b>	<b>104,86±5,91</b>

Por otro lado, para evaluar la sensibilidad de la materia orgánica de los suelos de estos tres tipos de ecosistemas ante variaciones de la temperatura ambiente y comparar las posibles respuestas de la respiración edáfica a los incrementos térmicos derivados del cambio global, se realizaron nuevas experiencias de laboratorio sobre los bosques más representativos de la totalidad de los estudiados que implicaron incubaciones a corto plazo (3 días) de los primeros 15 cm de suelo, a diferentes temperaturas y bajo condiciones controladas de humedad, con medidas periódicas del CO<sub>2</sub> liberado tal como se señala en el apartado de “Material y Métodos”. De este modo, se obtuvo el valor de  $Q_{10}$  con el fin de poder utilizarlo como predictor de las posibles modificaciones de la respiración edáfica ligadas a los cambios térmicos y con ello

poner de manifiesto probables alteraciones en la capacidad de almacenamiento de C edáfico ante los esperados cambios de temperatura ambiente.

En la figura 33 aparecen representados los valores medios de CO<sub>2</sub> liberado por los suelos estudiados a las diferentes temperaturas aplicadas. En ella destaca el distinto comportamiento de los suelos bajo castaños comparado con el de los de robles y abedules, estos dos últimos con patrones similares (92 mg CO<sub>2</sub>-C m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup> liberado por los suelos bajo bosques de castaños, y 169 y 200 mg CO<sub>2</sub>-C m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup> por los de abedulares y robledales, respectivamente) y cuyos valores son acordes con los presentados por otros autores para ecosistemas forestales templados (Piñol *et al.*, 1995; Arnold *et al.*, 2005; Schindlbacher *et al.*, 2008).



**Figura 33.** Valores medios de Q<sub>10</sub> (media±DE, n=3) correspondientes a dos de los bosques de robledales dos de castaños y dos de abedulares ajustados al modelo exponencial doble propuesto por Arrhenius (1889) y recogido por Fang y Moncrieff (2001); RS: respiración del suelo=a·e<sup>bT</sup>; Q<sub>10</sub>=e<sup>10b</sup>.

Los valores obtenidos para el índice Q<sub>10</sub> tras la aplicación del modelo exponencial propuesto por Arrhenius (1889) y recogido por Fang y Moncrieff (2001) a los datos experimentales (Tabla 17), fueron de 2,3, 2,8 y 3,5 para los suelos bajo bosques de castaños, robles y abedules, respectivamente, concordantes con los encontrados bibliográficamente para este tipo de ecosistemas (Dalias *et al.*, 2001a; Fang y Moncrieff, 2001; Jarvis *et al.*, 2007; Schindlbacher *et al.*, 2008; Fernandez *et al.*, 2012b), no llegando a ser significativamente diferentes, aunque se constató que sí

existe en los suelos bajo abedulares una mayor sensibilidad de la materia orgánica ante aumentos de temperatura.

**Tabla 17.** Valores medios (n=3) de CO<sub>2</sub>-C liberado por la capa superficial del suelo (0-15 cm) durante las incubaciones de laboratorio correspondientes a dos bosques de robles, dos de castaños y dos de abedules.

Respiración edáfica (mg CO <sub>2</sub> -C m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ) (media±DE, n=3)			
ESPECIE FORESTAL			
T <sup>a</sup> (°C)	<i>Q. robur</i>	<i>C. sativa</i>	<i>B. alba</i>
5	22,0±4,0	18,2±9,8	16,1±3,6
10	36,1±10,3	27,9±37,8	40,0±19,5
15	62,7±1,9	37,8±5,1	58,0±29,5
20	96,6±15,9	72,1±0,9	127,1±88,9
25	168,7±55,4	92,0±18,6	199,7±98,6

La mayor dependencia térmica de la mineralización de la materia orgánica de los suelos de bosques de abedules podría estar en parte relacionada con las condiciones ambientales bajo las que se desarrollaron dichos ecosistemas. Ågren y Bosatta (2002) señalaron en sus estudios que los suelos incubados en el laboratorio fuera de su rango natural de temperaturas podrían mostrar una mayor dependencia térmica de los procesos de mineralización de la materia orgánica que los suelos incubados a temperaturas dentro de su rango natural, algo que también apuntaron Dalías *et al.* (2001b) y que atribuyeron a las diferentes condiciones climáticas bajo las que se desarrollaron cada uno de los suelos que estudiaron, las cuales determinaron la capacidad de adaptación de la población microbiana del suelo a las nuevas condiciones de temperatura. En el presente estudio, la mayor sensibilidad observada ante aumentos de temperatura de la mineralización potencial de la materia orgánica de los suelos pertenecientes a ecosistemas de abedules podría deberse, además de otros factores, a que las temperaturas medias bajo la que se encuentran estos bosques son ligeramente menores a las de robledales o castaños (la temperatura media anual de los suelos bajo abedulares es de 10,4 °C, significativamente menor, ANOVA;  $P \leq 0,02$ ,

que la de robledales y castaños cuyos valores medios anuales son de 13,0 y 12,4 °C, respectivamente), pudiendo ser uno de los factores determinantes en la estabilización de su materia orgánica edáfica, estabilización térmica que se vería afectada tras incubar los suelos forestales bajo temperaturas superiores a su rango natural.

Por todo ello, en términos generales, de los resultados obtenidos mediante las distintas incubaciones realizadas para determinar la dinámica de mineralización potencial de la materia orgánica edáfica de los tres tipos de ecosistemas, tanto en condiciones idóneas para la mineralización como a diferentes temperaturas, parece deducirse que el contenido y la labilidad de las distintas fracciones que constituyen la materia orgánica edáfica dependen fundamentalmente de la especie forestal dominante, estando además modulados por otros factores relacionados con el tipo de sustrato litológico. De esta forma, la tasa de mineralización del C, parámetro estrechamente relacionado con la accesibilidad a la fracción orgánica más estable, fue menor en los suelos más orgánicos y con mayores contenidos en óxidos de Al, que se corresponden con los bosques con *Q. robur* como especie forestal dominante, frente a los ecosistemas de castaños, con suelos menos orgánicos y mayores tasas de mineralización del C.

Por otro lado, a pesar de encontrar mayores velocidades de mineralización instantánea tanto para la fracción lábil como para la recalcitrante de la materia orgánica de los suelos bajo bosques de abedul, no se observan contenidos de C significativamente menores al compararlos con los suelos bajo bosques de robles o castaños, situándose la concentración de C edáfico de los bosques de abedul en una posición intermedia entre los dos anteriores. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la capacidad potencial de mineralización de los suelos estudiados fue estimada bajo condiciones óptimas para la mineralización de la materia orgánica, por lo que parece previsible que si esas condiciones fuesen mantenidas en el tiempo y se diesen en el campo, se observarían cambios significativos a medio y largo plazo en la reserva

de C edáfico, viéndose ésta reducida en los tres tipos de ecosistemas estudiados y fundamentalmente en los abedulares, ya que fue en estos suelos donde se dieron las mayores velocidades de mineralización de las fracciones lábil y recalcitrante de la materia orgánica. Así, en las condiciones climáticas actuales, parece que los suelos correspondientes a los bosques de robles fueron los que presentaron una capacidad potencial de retención de C más alta comparada con los de castaños y abedules, lo cual está relacionado fundamentalmente con la mayor estabilidad de su materia orgánica, tanto de la fracción orgánica lábil como recalcitrante, ya que fue en estos suelos donde ambas presentaron menores velocidades de mineralización que las estimadas para las mismas fracciones orgánicas en los suelos bajo los otros dos tipos de ecosistemas. Sin embargo, ante un escenario de calentamiento global, esto podría magnificarse, ya que aumentos o disminuciones de 1 °C de temperatura darían lugar a cambios en la liberación de CO<sub>2</sub> de ±13,2 % en el caso de los ecosistemas de abedules y ±12,4 % y ±8,8 % para robles y castaños respectivamente, modificándose sustancialmente por tanto los tiempos de residencia de C en el suelo y alterando la capacidad de secuestro de CO<sub>2</sub> y almacenamiento de C en estos ecosistemas.

#### **4.1.2.3.2. Monitorización estacional de los flujos de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera**

Para el estudio *in situ* de la evolución temporal de las emisiones del CO<sub>2</sub> edáfico liberado por los suelos se llevaron a cabo durante cinco años (2006-2010) mediciones estacionales (primavera, verano, otoño, invierno) en las parcelas previamente establecidas en los bosques de robles, castaños y abedules siguiendo el diseño incluido en el apartado de metodología. Los resultados obtenidos se muestran en las tablas 18a y 18b, donde se recogen las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> y la temperatura del suelo determinada en el momento de la medida de CO<sub>2</sub> de los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

**Tabla 18.** Registros edáficos (media±DE, n=24 medidas puntuales/parcela/estación) correspondientes a las determinaciones realizadas *in situ* durante las estaciones del año comprendidas entre la primavera de 2006 y el otoño de 2010 en los ecosistemas de robles, castaños y abedules: a) emisiones edáficas de CO<sub>2</sub>, b) temperatura edáfica.

a)

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Emisiones edáficas de CO <sub>2</sub> (g CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )				
		PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	MEDIA ANUAL
<i>Q. robur</i>	Qr1	1,72±0,78	1,29±0,16	1,11±0,50	0,85±0,15	1,24±0,51
	Qr2	2,09±0,50	2,01±0,08	1,62±0,41	0,98±0,47	1,70±0,55
	Qr3	1,79±0,93	1,68±0,44	1,01±0,48	1,09±0,47	1,41±0,66
	Qr4	1,09±0,57	1,08±0,24	1,05±0,34	0,67±0,09	0,99±0,37
	media±DE	<b>1,64±0,75</b>	<b>1,51±0,4</b>	<b>1,20±0,47</b>	<b>0,90±0,34</b>	<b>1,33±0,58</b>
<i>C. sativa</i>	Cs1	1,10±0,36	1,34±0,64	0,79±0,43	0,43±0,11	0,91±0,43
	Cs2	1,09±0,42	1,02±0,09	0,86±0,51	0,55±0,06	0,89±0,36
	Cs3	1,17±0,21	1,33±0,01	0,54±0,12	0,64±0,18	0,92±0,38
	Cs4	1,39±0,68	1,77±0,46	1,25±0,14	0,63±0,15	1,30±0,56
	media±DE	<b>1,20±0,44</b>	<b>1,37±0,37</b>	<b>0,89±0,41</b>	<b>0,56±0,15</b>	<b>1,02±0,47</b>
<i>B. alba</i>	Ba1	1,32±0,17	1,61±0,29	0,59±0,07	0,37±0,32	1,07±0,56
	Ba2	1,34±0,26	1,52±0,10	0,66±0,09	0,40±0,36	1,07±0,52
	Ba3	1,63±0,23	2,09±0,16	1,92±0,97	0,71±0,37	1,64±0,64
	Ba4	1,11±0,28	2,35±0,47	0,90±0,68	0,56±0,25	1,29±0,81
	media±DE	<b>1,35±0,2</b>	<b>1,89±0,44</b>	<b>1,00±0,72</b>	<b>0,51±0,29</b>	<b>1,27±0,67</b>

b)

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Tº de suelo (° C) a los 10 cm de profundidad				
		PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	MEDIA ANUAL
<i>Q. robur</i>	Qr1	12,8±2,5	16,6±1,2	12,9±2,6	9,0±0,3	13,1±3,2
	Qr2	13,7±1,2	16,7±1,0	13,3±2,1	9,6±0,9	13,6±3,0
	Qr3	12,7±1,5	15,7±0,4	11,7±1,6	8,8±1,0	12,5±2,8
	Qr4	12,4±1,5	16,0±1,2	12,5±2,4	9,0±0,7	12,7±2,9
	media±DE	<b>12,8±1,6</b>	<b>16,2±1,0</b>	<b>12,6±2,1</b>	<b>9,1±0,7</b>	<b>13,0±2,9</b>
<i>C. sativa</i>	Cs1	13,6±0,6	16,1±0,7	11,3±2,1	6,9±1,5	12,0±3,7
	Cs2	12,9±2,2	16,0±1,1	12,5±2,7	8,7±0,7	12,8±3,1
	Cs3	12,6±1,5	16,0±1,5	11,8±1,9	8,3±1,2	12,2±3,1
	Cs4	12,9±0,9	16,0±1,2	12,2±1,5	8,2±0,9	12,6±3,0
	media±DE	<b>13,0±1,2</b>	<b>16,0±1,0</b>	<b>12,0±1,9</b>	<b>8,0±1,2</b>	<b>12,4±3,2</b>
<i>B. alba</i>	Ba1	10,8±0,9	13,9±1,2	6,0±1,8	4,0±3,7	9,4±4,3
	Ba2	10,2±0,9	13,0±1,4	6,0±1,7	3,4±3,1	8,9±4,1
	Ba3	11,4±1,0	14,8±0,2	10,5±4,0	5,4±1,2	11,1±3,7
	Ba4	12,2±0,7	15,7±1,1	11,3±3,0	8,5±0,3	12,4±2,9
	media±DE	<b>11,2±1,1</b>	<b>14,3±1,4</b>	<b>9,0±3,7</b>	<b>5,4±2,8</b>	<b>10,47±3,9</b>



En la tabla 19 se muestran datos pluviométricos relacionados con la humedad edáfica, estimada como la cantidad de lluvia caída acumulada durante los siete días anteriores a la medida de CO<sub>2</sub>.

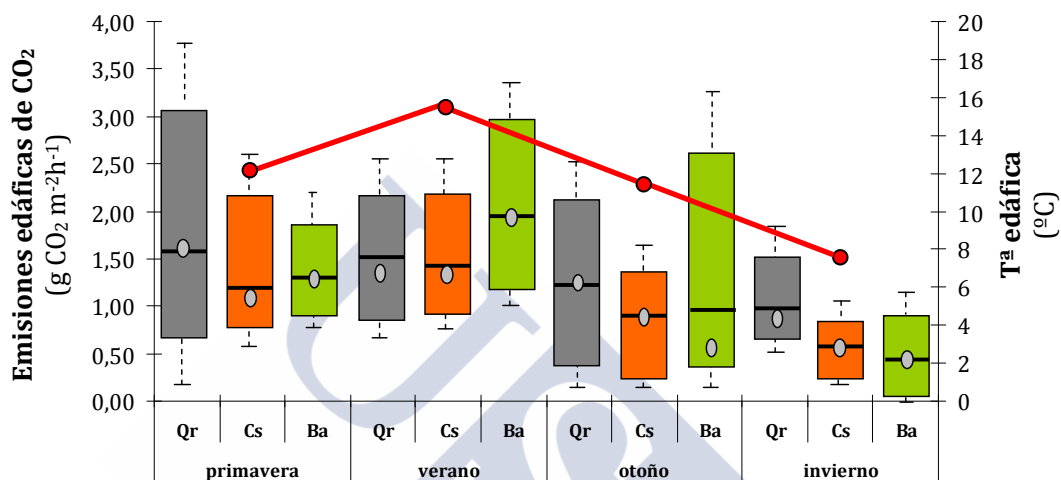
**Tabla 19.** Precipitación acumulada durante los 7 días anteriores a las determinaciones estacionales de las emisiones de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera en cada una de las parcelas de estudio.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Humedad del suelo (mm)				
		[Lluvia registrada durante los 7 días anteriores a la medida de CO <sub>2</sub> ]				
		PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	MEDIA ANUAL
<i>Q. robur</i>	Qr1	18,4±9,1	2,9±4,0	1,8±2,0	28,9±44,0	11,5±21,2
	Qr2	13,2±13,8	2,6±4,2	2,3±1,8	30,2±46,4	10,7±22,3
	Qr3	10,2±13,2	3,6±6,2	7,0±9,7	17,7±24,7	9,1±13,4
	Qr4	14,4±10,4	6,6±9,4	11,3±10,2	20,3±21,3	12,6±12,4
	media±DE	<b>13,8±10,8</b>	<b>3,9±5,9</b>	<b>5,6±7,6</b>	<b>24,3±31,1</b>	<b>11,0±17,3</b>
<i>C. sativa</i>	Cs1	16,9±10,6	4,5±7,2	7,8±11,7	20,3±29,3	12,4±16,0
	Cs2	18,4±9,1	2,9±4,0	1,8±2,0	28,9±44,0	11,5±21,2
	Cs3	15,2±13,4	4,5±7,2	7,8±11,7	17,6±24,7	11,3±14,5
	Cs4	19,8±10,4	3,1±4,0	6,1±10,2	20,4±29,3	11,8±15,4
	media±DE	<b>17,8±9,6</b>	<b>3,6±4,9</b>	<b>5,6±8,6</b>	<b>21,8±28,2</b>	<b>11,7±16,6</b>
<i>B. alba</i>	Ba1	30,7±28,9	2,4±4,2	57,7±17,9	6,1±8,6	22,7±26,9
	Ba2	30,7±28,9	2,4±4,2	57,7±17,9	6,1±8,6	22,7±26,9
	Ba3	11,1±10,7	0,7±0,8	54,5±22,3	29,0±40,1	20,2±26,3
	Ba4	18,1±24,4	2,3±4,0	58,0±6,3	17,0±23,1	24,5±26,3
	media±DE	<b>22,6±22,6</b>	<b>2,0±3,1</b>	<b>57,1±12,4</b>	<b>14,5±20,7</b>	<b>22,6±25,6</b>

En la figura 34 puede observarse, junto con los datos de la temperatura edáfica registrada en el momento de la medida, la evolución estacional de la liberación de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera en los tres tipos de ecosistemas estudiados, poniéndose de manifiesto la existencia de variaciones estacionales con máximos en primavera y verano y mínimos en invierno, estando los valores encontrados dentro de los rangos señalados por otros autores para suelos de ecosistemas similares (Piñol *et al.*; 1995; Janssens *et al.*, 2001, 2003; Merino *et al.*, 2004; Arnold *et al.*, 2005; Fernandez *et al.*, 2010b, 2012a).

En una primera aproximación, y con objeto de tratar de establecer un patrón general del comportamiento de los flujos edáficos de CO<sub>2</sub> a la atmósfera para suelos forestales bajo caducifolias gallegas, se procesaron conjuntamente los resultados obtenidos para

todos los ecosistemas estudiados y, tal como se observa en la figura 34, aunque se observaron algunas diferencias en función del tipo de ecosistema dependiendo de la especie arbórea dominante, en general, el comportamiento tanto de la liberación de CO<sub>2</sub> como de la temperatura edáfica, presentó apreciables similitudes entre ellos.



**Figura 34.** Representación de las variaciones estacionales de las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> y de la temperatura del suelo de los ecosistemas forestales de robles, castaños y abedules para el quinquenio 2006-2010: intervalo de CO<sub>2</sub> con su desviación estándar y dentro de éste la media (línea horizontal) y la mediana (elipse), junto con la temperatura edáfica (línea roja).

Para todo el periodo de estudio (5 años) los valores medios de estos parámetros en el conjunto de los bosques considerados fueron de  $1,21 \pm 0,58$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> y  $12,1 \pm 3,4$  °C, siendo las emisiones invernales medias ( $0,67 \pm 0,31$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) significativamente inferiores (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ) a las del resto de las estaciones, coincidiendo, en todos los casos, con los menores valores medios de temperatura edáfica y contenidos variables de humedad del suelo (Tabla 18a, 18b, 19), expresada esta última como la cantidad de lluvia caída durante los siete días previos a la medida. Por el contrario, las máximas liberaciones de CO<sub>2</sub> tuvieron lugar durante periodos de temperatura más alta y registros de precipitaciones más variables, coincidiendo con las estaciones de primavera y verano ( $1,40 \pm 0,56$  y  $1,58 \pm 0,46$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, respectivamente). La cantidad de CO<sub>2</sub> liberado en otoño siguió un patrón irregular entre los diferentes años estudiados, muy influenciado por las temperaturas y el volumen de lluvia registrado, alcanzando valores medios de  $0,95 \pm 0,51$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, intermedios entre los mínimos

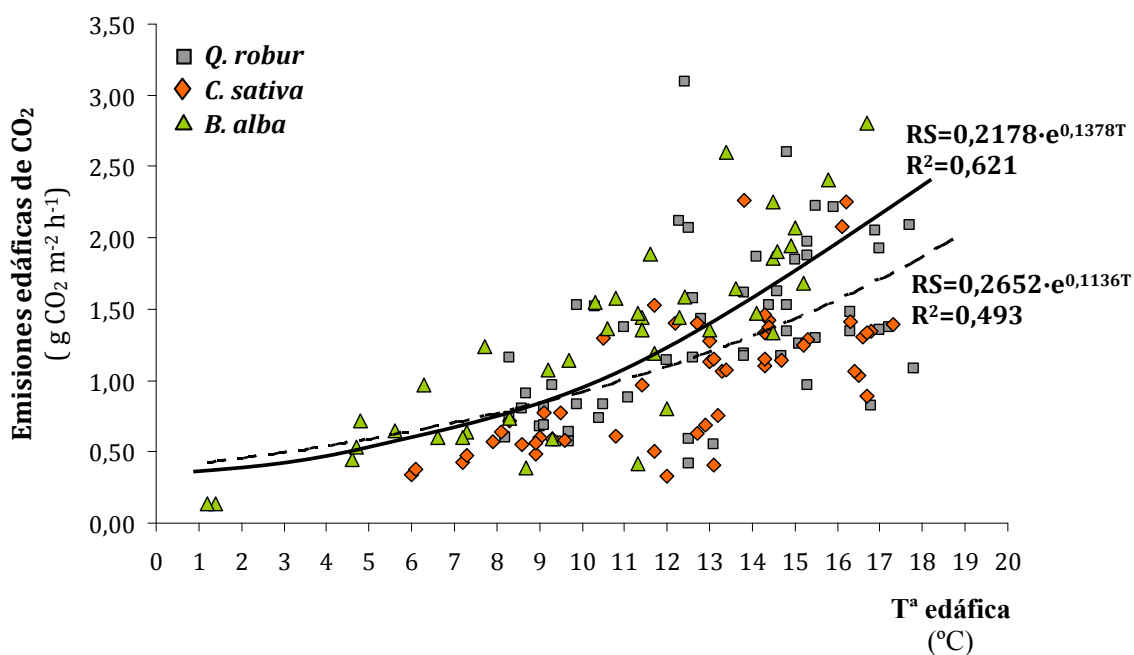
de invierno y los máximos de primavera y verano. La mayor variabilidad en cuanto a la liberación de CO<sub>2</sub> fue, por tanto, la encontrada entre las mediciones de los diferentes otoños, la cual parece estar relacionada con el irregular patrón de precipitaciones asociado a este periodo durante los años de estudio. Esto podría ser explicado por la influencia que la temperatura y la humedad edáfica tienen sobre la respiración del suelo (Fernandez *et al.*, 2012b), así como por la interacción entre ambos factores, favoreciendo o disminuyendo los procesos de descomposición de la materia orgánica y por tanto los intercambios de CO<sub>2</sub> entre el suelo y la atmósfera, ya que tanto episodios de extremadamente abundantes lluvias, con una precipitación acumulada mayor de 50 mm durante los siete días anteriores a la medida de CO<sub>2</sub>, como aquellos de sequía, en los que la lluvia registrada fue menor a 0,6 mm, coincidieron con momentos en los que la liberación de CO<sub>2</sub> edáfico fue inusualmente baja.

Desde hace algunos años es habitual encontrar investigaciones que introducen la aplicación de diversos modelos matemáticos para explicar la relación existente entre las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> y la temperatura del suelo, ya que este último parámetro ha sido normalmente considerado como el mejor predictor de la respiración edáfica (Moncrieff y Fang 1999), utilizando, entre otras ecuaciones, modelos lineales como los descritos por Andersson (1973), potenciales, como los de Kucera y Kirkham (1971) o los sigmoidales propuestos por Schelentner y van Cleve (1985) o Janssens *et al.* (2000). En el caso de los suelos de bosques gallegos incluidos en esta memoria fue, sin duda, la relación de tipo exponencial, especialmente la función Q<sub>10</sub> (Fang y Montecreiff, 2001), la que mejor expresó la influencia de la temperatura edáfica sobre la respiración de los suelos estudiados, con una variabilidad explicada que superó el 49 %, coincidiendo con otros autores que también utilizaron este modelo para describir dicha relación (Peterjohn *et al.*, 1994; Raich y Potter 1995; Davidson *et al.*, 1998; Epron *et al.*, 1999; Fernandez *et al.*, 2012b). A pesar de la existencia de ligeras discrepancias sobre la forma en la que estos parámetros (temperatura edáfica y respiración del suelo) están relacionados (Lloyd y Taylor, 1994) y de constituir materia de debate el considerar si

una función desarrollada para explicar los efectos de la temperatura a nivel molecular pueda ser extrapolable a mayores escalas como los organismos o los ecosistemas (Chaui-Berlinck *et al.*, 2002), la función  $Q_{10}$  ha resultado ser, en la mayoría de los casos, un buen indicador de la variación temporal de la respiración edáfica. En el presente estudio, el valor de  $Q_{10}$  calculado a partir de la totalidad de las mediciones de campo realizadas durante el periodo de 5 años sobre los 12 bosques pertenecientes a los tres tipos de ecosistemas forestales, fue de 3,1, valor que se encuentra dentro del rango reseñado para bosques caducifolios de latitudes templadas (Davidson *et al.*, 1998; Reichstein *et al.*, 2003; Curiel Yuste *et al.*, 2004; Rey *et al.*, 2005; Fernandez *et al.*, 2012b) y que además fue muy próximo al valor de  $Q_{10}$  (2,8) determinado para los mismos suelos en las incubaciones de laboratorio bajo condiciones controladas anteriormente descritas. Estos resultados, totalmente comparables, parecen apoyar la validez de ambos tipos de experiencias a la hora de abordar el estudio de un proceso tan complejo en el cual están implicadas tanto variables biológicas como ambientales.

Sin embargo, aunque la mayoría de los modelos empíricos han utilizado la constante  $Q_{10}$  para predecir la respuesta de la respiración de los ecosistemas ante posibles cambios de temperatura, algunos autores han apuntado que el  $Q_{10}$  puede no ser constante durante todo el año, sino que disminuye ante cualquier aumento de la temperatura ambiente (Rayment y Jarvis, 2000; Tjoelker *et al.*, 2001; Janssens y Pillegard, 2003; Curiel Yuste *et al.*, 2004). Por tanto, teniendo en cuenta estas afirmaciones, a pesar de los buenos resultados obtenidos al aplicar el modelo exponencial anteriormente reseñado se realizaron nuevos ajustes a ese modelo con el fin de eliminar posibles artefactos derivados de las anomalías climáticas que provocaron los excepcionalmente bajos valores de  $CO_2$  liberado observados durante los meses de agosto de los años 2006, 2008 y 2009 y que coincidieron con periodos donde se registraron temperaturas edáficas anormalmente altas (valores mayores de 16 °C) unidas a importantes déficit hídricos (humedad del suelo entre 0 y 0,6 mm). En concordancia con estos hechos, el  $Q_{10}$  calculado únicamente con los datos de  $CO_2$  obtenidos para la estación estival apenas reflejó la existencia de una posible relación

entre ambas variables, con un valor de 1,2, mientras que al excluir estos datos del modelo el  $Q_{10}$  alcanzó un valor de 4,0, sensiblemente más alto que el 3,1 obtenido al aplicar la totalidad de los datos de campo, aumentando también el porcentaje de varianza explicada del 49 al 62 % (Fig. 35), alcanzando así una importante mejora del ajuste del modelo a los valores de respiración edáfica obtenidos experimentalmente, al igual que señalaron otros autores que realizaron estudios similares (Curiel Yuste *et al.*, 2003; Fernandez *et al.*, 2012b). Tras estos periodos de sequía estival, la lluvia volvería a estimular la respiración del suelo y a restaurar nuevamente el control de la temperatura sobre la liberación de  $CO_2$ , tal como se observó en los valores de  $Q_{10}$  de primavera, otoño e invierno (2,5, 2,4 y 6,5, respectivamente).



**Figura 35.** Emisiones edáficas de  $CO_2$  expresando la respiración del suelo (RS) como una función exponencial de la temperatura sub-superficial del suelo, incluyendo todas las mediciones (línea discontinua) o excluyendo las medidas de agosto de 2006, 2008 y 2009 (línea continua).

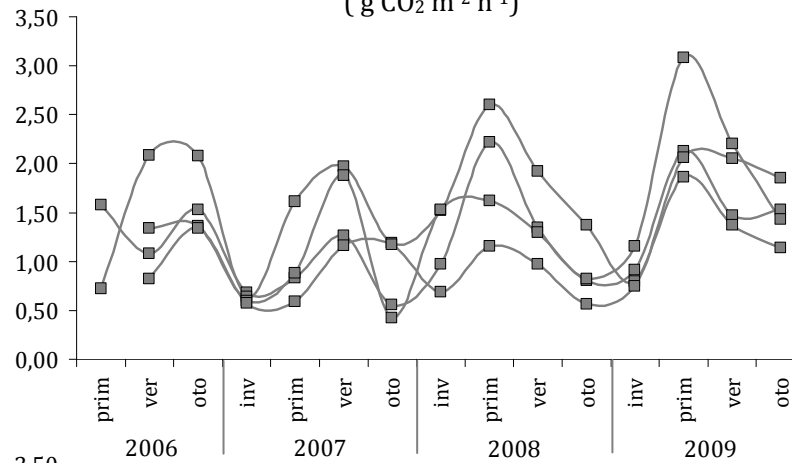
De estos resultados se deduce que ante importantes carencias de agua en el suelo, la cantidad y distribución de las precipitaciones podrían ser factores determinantes en el control de la respiración edáfica, tal y como ya apuntaron otros autores en trabajos

similares (Borken *et al.*, 1999; Lee *et al.*, 2002; Rey *et al.*, 2002), incluso en ecosistemas templados donde esta precipitación se distribuye más regularmente durante todo el año (Borken *et al.*, 1999; Longdoz *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2002), por lo que el estudio combinado de los efectos de la humedad y la temperatura del suelo sobre los intercambios de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera y de las posibles interferencias o sinergias entre ambos parámetros adquiere una mayor relevancia si lo que se persigue es un conocimiento profundo de la respiración edáfica en este tipo de ecosistemas forestales en particular. A tenor de los resultados obtenidos parece claro que cualquier alteración en alguno de estos parámetros afectará significativamente al ciclo global del C edáfico, especialmente los cambios asociados al calentamiento global, ya que promoverán la modificación tanto del régimen de temperaturas como de la distribución de las precipitaciones repercutiendo en el régimen térmico e hídrico de los suelos. De esta forma, se estima que incrementos o disminuciones de 1 °C de la temperatura edáfica podrían dar lugar a un cambio en los flujos de CO<sub>2</sub> liberado en los ecosistemas estudiados de ±15,9 % y que equivaldría respecto al periodo de estudio (2006-2010) a un secuestro o liberación de ±17 T CO<sub>2</sub> ha<sup>-1</sup>, lo que implica una liberación extra a la atmósfera terrestre de más de 95 T de CO<sub>2</sub> considerando las doce parcelas estudiadas y más de 33 millones de T de CO<sub>2</sub> sólo en los bosques de frondosas autóctonas gallegas, como consecuencia de la influencia sobre la materia orgánica edáfica de la intensificación del efecto invernadero.

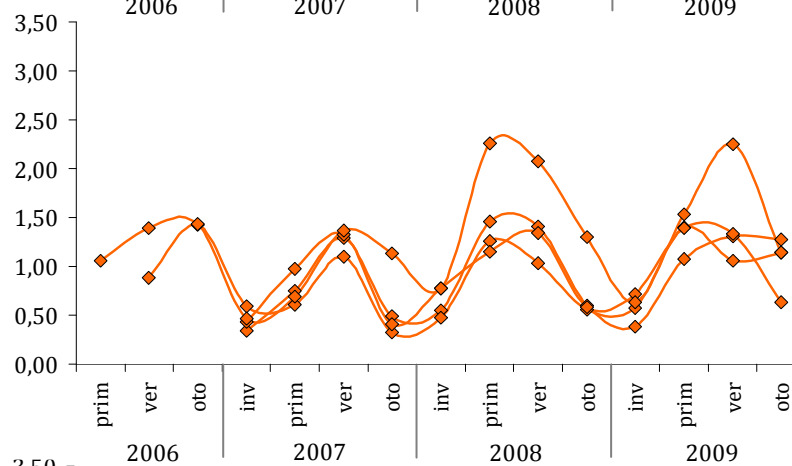
Una vez constatada la influencia de los factores ambientales sobre el flujo edáfico de CO<sub>2</sub> en los bosques maduros de especies caducifolias autóctonas de Galicia, se procedió a analizar el posible efecto que sobre el mismo puede tener el tipo de especie forestal dominante. En la figura 36 aparecen representados los datos estacionales de las determinaciones llevadas a cabo durante 4 años para los bosques de robles y castaños (Fig. 36a y 36b) y 3 años para los de abedules (Fig. 36c).

a)

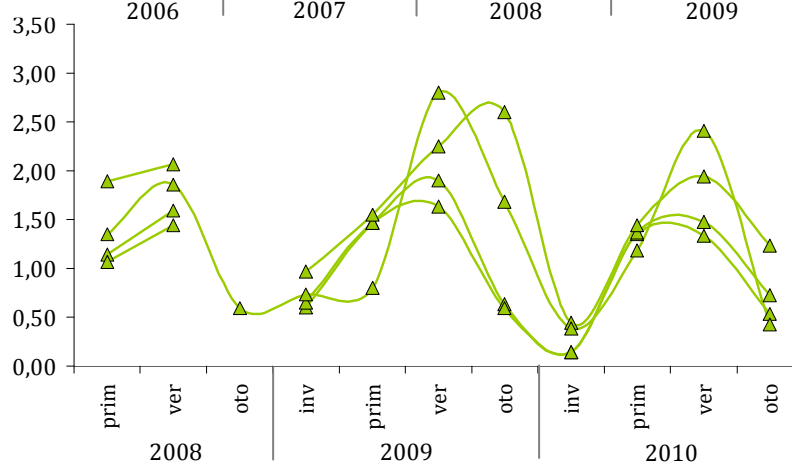
**Emisiones edáficas de CO<sub>2</sub>**  
( g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> )



b)



c)



**Figura 36.** Variación estacional de los flujos de CO<sub>2</sub> edáfico para ecosistemas de robles (a), castaños (b) y abedules (c). Cada uno de los datos corresponde al valor medio de 24 determinaciones puntuales por parcela.

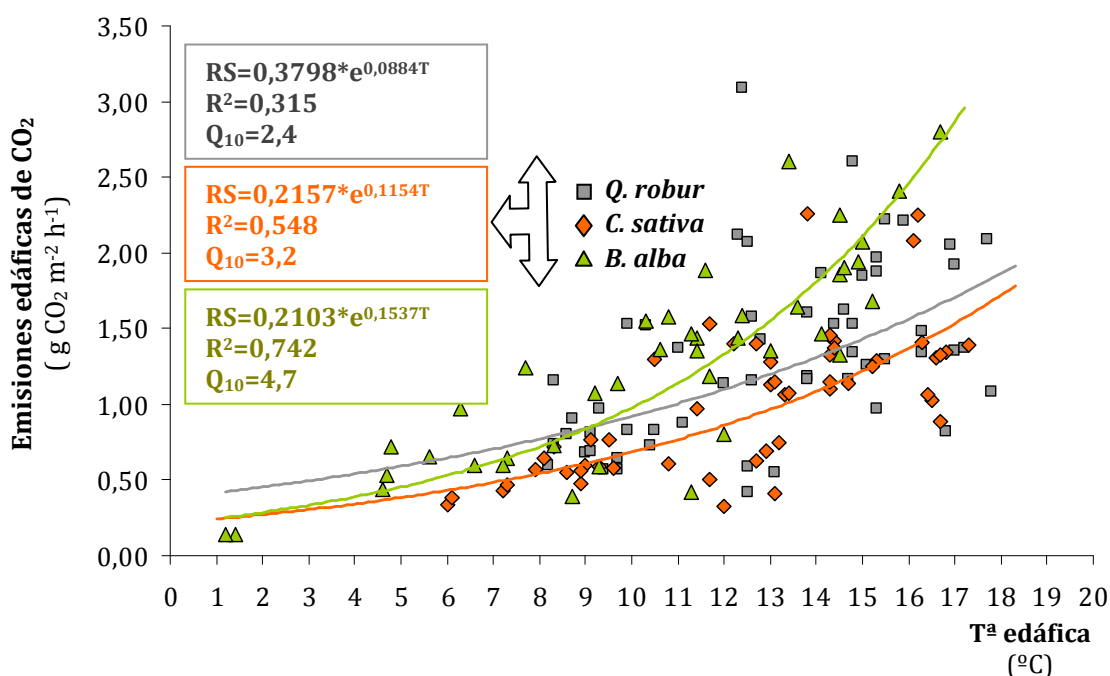


Al comparar las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> de los tres tipos de ecosistemas entre sí, se observó que, al igual que ocurría con la capacidad de mineralización potencial de la materia orgánica determinada en el laboratorio, en el campo también se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> en función del tipo de ecosistema forestal considerado. Se detectaron valores medios de CO<sub>2</sub> liberado significativamente menores (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ) en los suelos de los ecosistemas de castaños,  $1,02 \pm 0,47$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, frente a los de abedules y robles,  $1,27 \pm 0,67$  y  $1,33 \pm 0,58$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, respectivamente, pudiendo asociarse estas diferencias al mayor contenido medio en C edáfico total en estos dos últimos bosques ( $70 \pm 16$  y  $74 \pm 20$  g C kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub> de abedulares y robledales frente a  $58 \pm 11$  g C kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub> de castañares) además de a una diferente composición de la materia orgánica o a condiciones edafo-climáticas más favorables a la mineralización.

Tal como se señaló anteriormente, las variaciones estacionales en la liberación edáfica de CO<sub>2</sub> siguieron un patrón similar en los tres tipos de ecosistemas, con máximos en primavera y verano, y mínimos en invierno, encontrándose diferencias en la intensidad de liberación de CO<sub>2</sub> en los suelos bajo bosques de robles, donde los valores medios de invierno ( $0,90$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) fueron significativamente mayores (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ) a los registrados para los suelos bajo castaños y abedules para esta misma época ( $0,56$  y  $0,51$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, respectivamente), mientras que en el caso de estos últimos (abedulares), los valores de verano ( $1,89$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) fueron significativamente más altos (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) que en los otros dos ecosistemas ( $1,37$  y  $1,52$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> para los suelos bajo castaños y robles, respectivamente). Las diferencias encontradas en el verano entre los tres distintos tipos ecosistemas podrían deberse a que las temperaturas y condiciones hídricas para la mineralización de la materia orgánica edáfica fueron más favorables en los abedulares que en los otros dos tipos de bosques estudiados. Esta suposición se basa en el hecho de que a pesar de que la temperatura media registrada en los suelos bajo abedules durante la época estival ( $14$  °C) fue significativamente menor (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) que en los otros dos tipos de

ecosistemas ( $\geq 16$  °C), la mineralización de la materia orgánica se pudo ver favorecida en los bosques de abedules por una precipitación media significativamente más alta (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) que alcanzó los 137 mm, mientras que durante estos periodos la precipitación en los otros dos tipos de ecosistemas fue de 104 y 106 mm en robledales y castañares, respectivamente.

Al analizar la influencia de la temperatura y la humedad edáficas sobre la respiración del suelo, se detectaron comportamientos similares en los tres tipos de ecosistemas estudiados, con valores de  $Q_{10}$  de 2,4, 3,2 y 4,7 en los bosques de robles, castaños y abedules, respectivamente (Fig. 37), corroborando de nuevo la más alta sensibilidad de estos últimos ecosistemas a cambios de temperatura tal como ya había sido constatado a partir de las incubaciones de suelo en laboratorio para la determinación de la mineralización potencial de la materia orgánica edáfica.



**Figura 37.** Respiración edáfica (RS) expresada como función exponencial de la temperatura del suelo en cada uno de los ecosistemas estudiados. En los cuadros de texto coloreados se recogen las diferentes ecuaciones para cada uno de los bosques junto con el valor de  $Q_{10}$ .

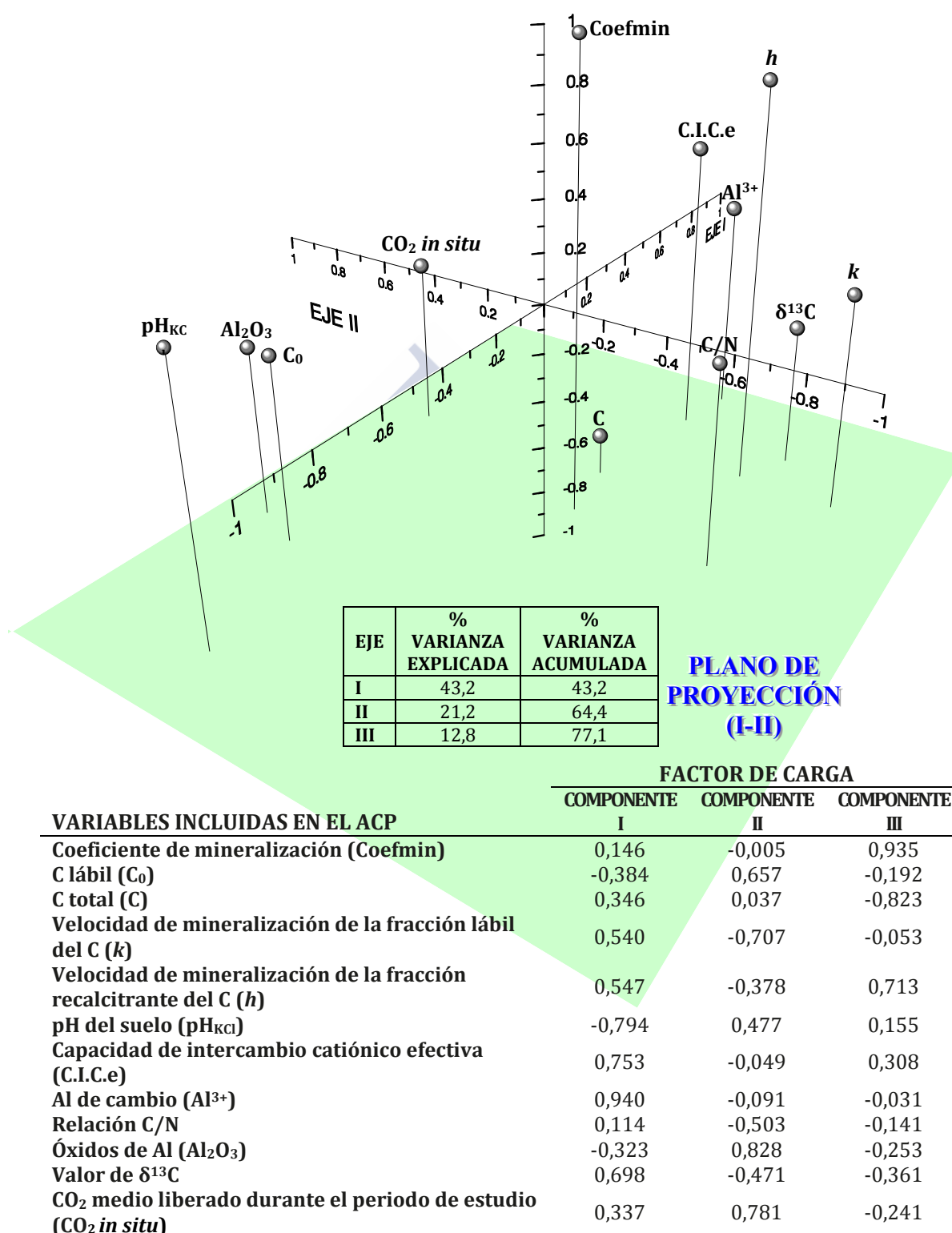
Los suelos bajo bosques de abedules, situados normalmente a mayores altitudes, presentaron valores de temperatura edáfica sub-superficial significativamente más bajas al resto (ANOVA;  $P \leq 0,02$ ). Este hecho parece influir de manera destacable sobre su respiración edáfica, ya que los incrementos o disminuciones de temperatura asociadas a los cambios de estación fueron más fuertes en los ecosistemas de abedules, con variaciones térmicas de hasta más de 60 % frente al 44 y 49 % de los bosques de robles y castaños entre los meses más cálidos y los más fríos. A pesar de estas amplias oscilaciones, los valores máximos de temperatura edáfica registrados en los meses más calurosos nunca fueron tan altos como los observados en los otros dos tipos de ecosistemas, por lo que las emisiones edáficas durante el verano fueron significativamente mayores (ANOVA;  $P \leq 0,03$ ) en los ecosistemas de abedules debido al menor riesgo estival de déficit hídrico en los suelos de este tipo de bosques y por tanto a la adecuada combinación de temperaturas y regímenes de humedad del suelo. En invierno, por el contrario, las bajas temperaturas edáficas pudieron ralentizar la mineralización de la materia orgánica, registrándose los menores valores de  $\text{CO}_2$  liberado (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ). Parece por tanto que en los ecosistemas de abedules la más baja temperatura ambiental de las zonas en las que se encuentran habitualmente situados protege de alguna manera la materia orgánica de sus suelos frente a los procesos de mineralización, reflejándose este hecho en una mayor sensibilidad de la respiración heterótrofa a incrementos térmicos (mayor  $Q_{10}$ ) comparados con los suelos de los bosques de robles y castaños.

Del conjunto de los resultados obtenidos se deduce la fuerte influencia que ejercen la temperatura y la humedad edáfica sobre la respiración del suelo, con comportamientos en general similares en cuanto a los efectos que dichos factores tienen sobre este parámetro al considerar las distintas especies forestales. Existen sin embargo ligeras diferencias al comparar las tres especies estudiadas, moduladas en gran medida por factores climáticos, eco-fisiológicos y edafológicos, modificando las relaciones entre estos factores y el peso que tienen sobre cada especie en concreto. De esta forma, aquellos suelos forestales con mayor sensibilidad ante cambios en algunos de estos parámetros presentan los mayores riesgos en cuanto a pérdidas o ganancias

en sus reservas de C. Así, en el caso de los suelos bajo bosques de abedules, más sensibles a cambios de temperatura, aumentos o descensos de sólo 1 °C provocarían cambios en la respiración del suelo de  $\pm 16,6$  %, frente al 9,2 % o 12,2 % de robles y castaños, respectivamente. Está ampliamente reconocido que el diferente contenido, composición y labilidad de los compartimentos de la materia orgánica son factores que influyen en la liberación de CO<sub>2</sub> edáfico a la atmósfera, señalando algunos autores que únicamente el 10 % o menos de la respiración registrada en ecosistemas forestales derivaría de la descomposición del C más antiguo (Giardina *et al.*, 2004). Sin embargo, a pesar del menor peso que parece tener la fracción recalcitrante sobre la respiración edáfica, dada la destacada importancia que tiene esta fracción en la materia orgánica de los suelos forestales gallegos, ya que llega a alcanzar el 98 % de la totalidad del C del suelo, si las restricciones medioambientales que dificultan la mineralización de la materia orgánica disminuyen o se modifican como consecuencia del cambio climático o de manejos selvícolas inadecuados, es probable que pequeñas alteraciones en su labilidad puedan dar lugar a importantes cambios en su capacidad de retención de C a largo plazo en el suelo y muy probablemente con ello a variaciones significativas en la cuantía total de las reservas orgánicas acumuladas en los suelos forestales gallegos.

#### **4.1.2.4. Estudio estadístico de los efectos de la especie arbórea dominante sobre el suelo**

Para tratar de determinar cuáles son los principales factores que influyen en el ciclo del C edáfico y por tanto en las emisiones de CO<sub>2</sub> a la atmósfera en los suelos forestales de los tres tipos de ecosistemas estudiados, se aplicó un Análisis de Componentes Principales (ACP) a una matriz de 12 x 12 compuesta por las 12 parcelas (4 robledales, 4 castañares y 4 abedulares) y 12 variables seleccionadas entre las relacionadas con las principales características edáficas, la biodegradabilidad potencial de la materia orgánica y los intercambios de CO<sub>2</sub> suelo-atmósfera determinados estacionalmente *in situ* durante el periodo de estudio. La distribución de las variables explicativas aparece representada en la figura 38.

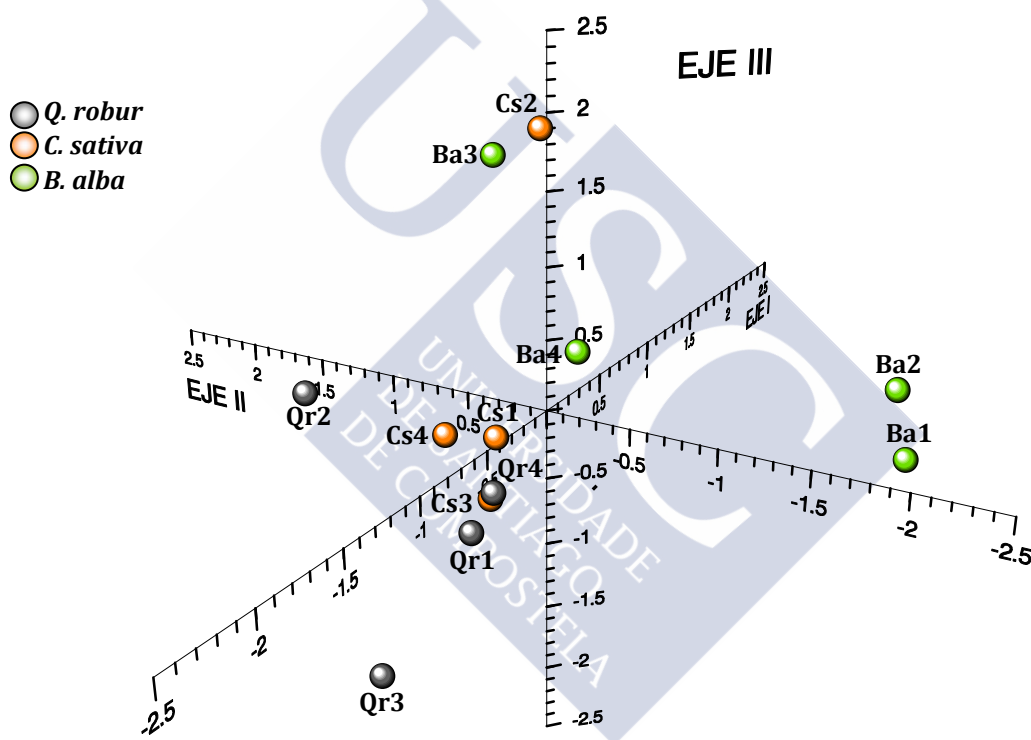


**Figura 38.** Distribución de las variables (representadas por símbolos esféricos) en el espacio delimitado por los tres primeros componentes del ACP aplicado a los diferentes parámetros edáficos de las parcelas estudiadas (n=12) y proyección de esas variables (líneas verticales) sobre el plano definido por los ejes I y II. En la parte inferior se muestran los factores de carga sobre los componentes I,II y III.

El componente I, que explicó más del 40 % de la varianza total, vino fundamentalmente determinado por las variables relacionadas con el complejo de cambio del suelo, como son el C.I.C.e y el  $\text{Al}^{3+}$  de cambio, contraponiéndolas al pH. Esto sugiere, que aunque todos ellos son suelos ácidos, el pH aparece como uno de los principales factores explicativos de la varianza total, condicionando a su vez la forma predominante en la que aparece el Al, bien como  $\text{Al}^{3+}$  libre o como geles de Al amorfo. Más del 30 % de la varianza total explicada se repartió entre los componentes II y III, más relacionados con la composición y actividad mineralizadora de la materia orgánica, asociando la liberación de  $\text{CO}_2$  medido en el campo con un mayor contenido en el suelo en C lábil, y la mayor mineralización potencial de la materia orgánica a una más alta accesibilidad de la fracción del C más recalcitrante. Así, el componente II, con más de un 20 % de la varianza total explicada, se relacionó con la composición de la materia orgánica edáfica, asociando en su parte positiva el  $\text{CO}_2$  liberado en el campo con el contenido en C lábil de la materia orgánica y las más altas concentraciones de  $\text{Al}_2\text{O}_3$ , contraponiéndolos a la relación C/N y a la velocidad de mineralización de la fracción orgánica lábil. Finalmente el componente III, con más de un 12 % de la varianza total explicada, y relacionado fundamentalmente con la capacidad potencial de mineralización de la materia orgánica, asoció altos coeficientes de mineralización con una mayor labilidad de la fracción orgánica recalcitrante, contraponiéndolos a la concentración de C total, poniendo de manifiesto así que altos contenidos en C edáfico podrían estar principalmente determinados por la baja accesibilidad de la fracción más recalcitrante de la materia orgánica.

La distribución de las parcelas en el espacio tridimensional definido por estos tres componentes aparece representada en la figura 39 y, aunque no se advirtió una separación perfecta entre las mismas por especie, sí se observó que ocuparon posiciones cercanas en el espacio definido por estos tres ejes en función del tipo de ecosistema de origen. En el caso de los bosques de robles, todos ellos se situaron en el octante determinado por los ejes II (parte positiva) y la parte negativa de los ejes I y III en función de sus mayores contenidos en C lábil y más altos valores de  $\text{CO}_2$  liberado en el campo, junto con concentraciones en óxidos de Al superiores al resto de parcelas.

El mejor criterio para la separación de los ecosistemas de castaños vino dado por el eje III, localizando las parcelas pertenecientes a esta especie forestal en la parte positiva de este eje en función de sus mayores coeficientes de mineralización potencial y menores contenidos de C que los suelos de los otros dos tipos de ecosistemas estudiados. Los abedulares aparecieron localizados en el espacio definido por la parte positiva del eje I y la parte negativa del eje II, excepto uno de ellos que, desarrollado sobre roca esquistosa, presentó un mayor contenido en C lábil y liberaciones de CO<sub>2</sub> en el campo más altas que el resto de los abedulares.



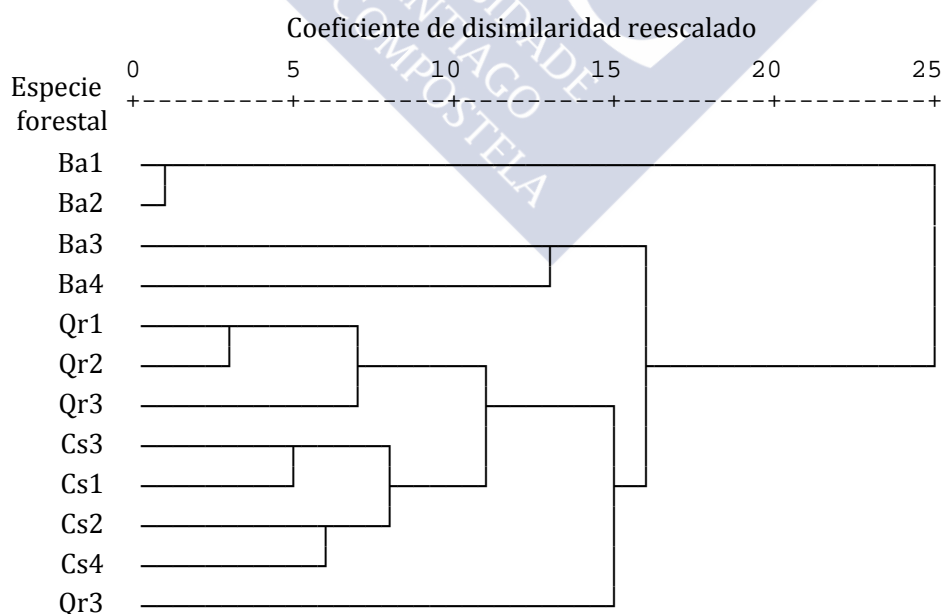
**Figura 39.** Distribución de las distintas parcelas de ecosistemas estudiados en el espacio tridimensional definido por los ejes I, II y III obtenidos del ACP.

Estos resultados sugieren que, aunque el mayor porcentaje de varianza entre suelos vino asociado a características físico-químicas tales como el pH y el complejo de cambio catiónico que definen el componente I, parecen ser los componentes II y III, más relacionados con el contenido y las características de la materia orgánica, los que proporcionaron un mejor criterio de ordenación entre ecosistemas. Así, las muestras pertenecientes a los bosques de robles y castaños se situaron ocupando posiciones



cercanas distribuidas a lo largo del eje III, mientras que los bosques de abedules, que se asocian al componente I, aparecen más dispersos.

Con objeto de obtener una clasificación de los bosques en función de un criterio de ordenación más amplio se aplicó, también, un análisis de clasificación jerárquica por tratarse de un método estadístico específico para la ordenación de muestras sin limitaciones en cuanto al número de variables a tener en cuenta. En este caso las variables consideradas fueron, además de las utilizadas en el ACP, algunas otras también relacionadas con las características generales del suelo, con la composición de la materia orgánica y con la mineralización potencial de la misma, descritas en las tablas 8, 9, 10, 13, 15, 16, 18 y 19 y que no pudieron ser incluidas en el ACP. El dendrograma de agrupación obtenido (Fig. 40) confirmó los resultados del ACP, ordenando principalmente los suelos de los tres tipos de ecosistemas estudiados en función de la especie forestal dominante. Así, lo más destacable fue que los suelos pertenecientes a los bosques de abedules, más variables entre sí, se separaron del resto de ecosistemas, de tal manera que los suelos bajo los bosques de robles se asemejaron más a los suelos de ecosistemas de castaños que a los de abedules.



**Figura 40.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de conglomerados jerárquicos cluster a los datos relacionados con las características generales del suelo, con la composición de la material orgánica edáfica, con la mineralización potencial del C y la liberación de CO<sub>2</sub> medida en campo.

#### **4.1.3. CARACTERÍSTICAS DE LOS APORTES VEGETALES EN FUNCIÓN DE LA ESPECIE ARBÓREA**

Dentro de los ecosistemas forestales, la descomposición de la hojarasca desempeña un papel fundamental en el ciclo del C edáfico. Además de constituir la entrada principal de materia orgánica y nutrientes al suelo, influye de manera significativa sobre el cambio global por actuar como importante fuente de CO<sub>2</sub> y otros GEIs debido a los productos gaseosos liberados en su biodegradación. Por ello, se ha considerado importante incluir en la presente memoria un apartado que refleje la relevancia de este reservorio orgánico para una más detallada evaluación del ciclo del C dentro de los ecosistemas forestales.

Para modelizar la incorporación de este material vegetal al suelo, en los tres tipos de bosques estudiados se procedió a caracterizar su composición química (mediante técnicas isotópicas y de espectroscopía de resonancia magnética nuclear) así como a determinar sus tasas de descomposición con el fin de cuantificar su biodegradabilidad y sus tiempos de residencia dentro de las reservas de C edáfico utilizando para ello tanto técnicas respirométricas como isotópicas.

##### **4.1.3.1. Composición química e isotópica**

La concentración media en C de la hojarasca depositada sobre los suelos de los bosques de robles, castaños y abedules superó el 39 % en todos los ecosistemas estudiados (Tabla 20), con un valor medio de C del 49 % de su peso seco y llegando a ser, en algunos casos, hasta 10 veces más alta que la observada en su correspondiente suelo. Las proporciones medias de C de la hojarasca de los bosques de abedul, con porcentajes del 54 %, fueron significativamente superiores (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) a las encontrados para la hojarasca procedente de los bosques de castaños y robles, con valores medios del 44 y 49 %, respectivamente. La concentración total de N de la hojarasca presentó valores que oscilaron entre mínimos del 1 % hasta máximos de casi un 2 % de N, superando la media en los tres tipos de ecosistemas el 1,5 %, siendo más de tres veces mayor que la concentración observada en el suelo sobre el que se depositan las hojarascas estudiadas.

La calidad del material vegetal, definida según Strickland *et al.* (2009) como la disponibilidad del sustrato para los organismos descomponedores y expresada como la relación C/N, exhibió valores medios entre 29 y 33 unidades (Tabla 20), existiendo una alta variabilidad intra-grupos y cuyos valores, como era de esperar, fueron considerablemente mayores que los presentados por el suelo subyacente. Siguiendo la clasificación de Duchaufour, la hojarasca de los bosques estudiados mostró características intermedias entre las categorías de mejorante y acidificante. Estos valores, así como los contenidos de C y N observados, se encuentran dentro de los rangos esperados para este tipo de ecosistemas (Santa Regina, 1987; Gallardo *et al.*, 1998).

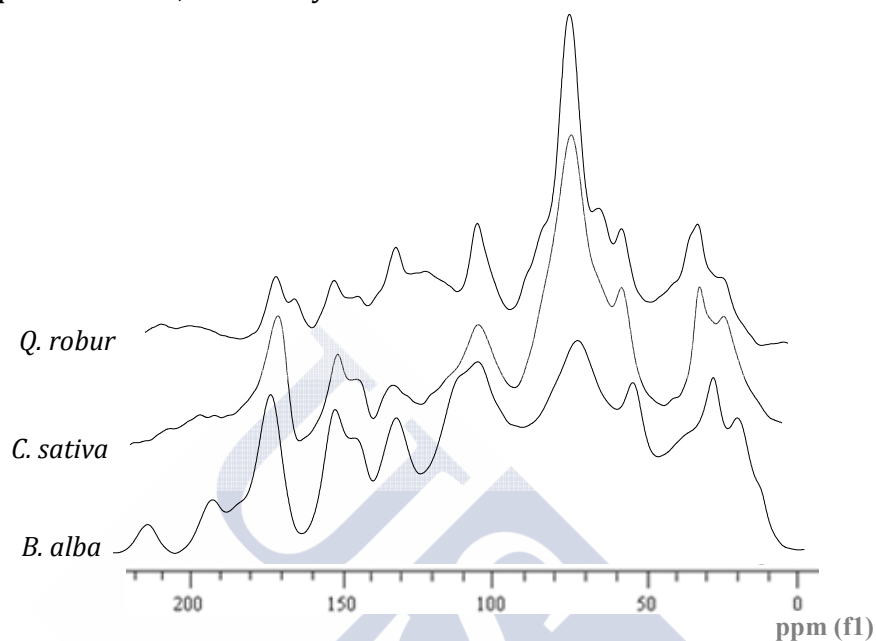
**Tabla 20.** Composición química e isotópica  $^{13}\text{C}$  (valores medios $\pm$ DE, n=3) de la hojarasca perteneciente a los bosques de robles, castaños y abedules.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	HOJARASCA			
		C (g C kg <sup>-1</sup> <sub>hs</sub> )	N (g N kg <sup>-1</sup> <sub>hs</sub> )	C/N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>Q. robur</i>	Qr1	494,0 $\pm$ 7,7	15,3 $\pm$ 0,2	32	-28,1 $\pm$ 0,0
	Qr2	508,1 $\pm$ 20,7	12,7 $\pm$ 0,0	40	-28,9 $\pm$ 0,1
	Qr3	460,1 $\pm$ 6,1	17,2 $\pm$ 0,1	27	-28,0 $\pm$ 0,0
	Qr4	505,9 $\pm$ 24,0	15,0 $\pm$ 0,1	34	-28,5 $\pm$ 0,1
	media $\pm$ DE	<b>492,0<math>\pm</math>22,2</b>	<b>15,1<math>\pm</math>1,9</b>	<b>33<math>\pm</math>6</b>	<b>-28,4<math>\pm</math>0,4</b>
<i>C. sativa</i>	Cs1	465,7 $\pm$ 18,1	13,4 $\pm$ 0,1	35	-29,3 $\pm$ 0,0
	Cs2	391,7 $\pm$ 9,8	15,3 $\pm$ 0,2	26	-28,3 $\pm$ 0,0
	Cs3	441,1 $\pm$ 8,5	16,3 $\pm$ 0,1	27	-29,1 $\pm$ 0,1
	Cs4	466,8 $\pm$ 9,56	15,6 $\pm$ 0,0	30	-28,5 $\pm$ 0,01
	media $\pm$ DE	<b>441,3<math>\pm</math>35,1</b>	<b>15,1<math>\pm</math>2,2</b>	<b>29<math>\pm</math>4</b>	<b>-28,8<math>\pm</math>0,5</b>
<i>B. alba</i>	Ba1	549,0 $\pm$ 6,4	18,7 $\pm$ 0,2	29	-28,9 $\pm$ 0,0
	Ba2	547,8 $\pm$ 17,8	16,4 $\pm$ 0,1	34	-29,0 $\pm$ 0,0
	Ba3	550,4 $\pm$ 3,5	16,7 $\pm$ 0,0	33	-28,8 $\pm$ 0,0
	Ba4	509,9 $\pm$ 2,9	10,1 $\pm$ 0,1	50	-29,8 $\pm$ 0,0
	media $\pm$ DE	<b>539,3<math>\pm</math>19,6</b>	<b>15,5<math>\pm</math>3,7</b>	<b>37<math>\pm</math>9</b>	<b>-29,2<math>\pm</math>0,5</b>

#### 4.1.3.1.1. Grupos orgánicos funcionales

Para la caracterización de la composición química de la materia orgánica presente en el material vegetal de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados, se llevaron a cabo sobre las muestras de hojarasca recogidas en cada uno de ellos análisis de  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR. En la figura 41 aparecen representados algunos de los espectros

obtenidos mediante esta técnica correspondientes a los aportes vegetales procedentes de los bosques de robles, castaños y abedules.



**Figura 41.** Espectros obtenidos tras los análisis de  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR de las muestras de hojarasca de los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

La hojarasca de los tres tipos de bosques presentó ciertas características comunes en cuanto a su composición en grupos orgánicos funcionales, como fue la predominancia de los C O-alcúlicos frente a los demás tipos de radicales sustituyentes, generalmente atribuidos a polisacáridos como celulosas y hemicelulosas (Kögel-Knabner, 1997), representando el 22, 36 y 42 % de la totalidad del espectro en abedules, robles, y castaños, respectivamente (Tabla 21). El porcentaje alcanzado por este grupo funcional junto con el C N-alcúlico, relacionado con compuestos derivados de proteínas de acuerdo con Preston *et al.*, 2002 o Webster *et al.*, 2000, supuso alrededor del 34 % de la totalidad del C en la hojarasca de abedulares, el 49 % en robledales y el 53 % en el material vegetal procedente de castaños, seguido en abundancia por el C alifático, aromático, acetálico, carbonílico y fenólico, porcentajes en general del mismo orden que los encontrados por otros autores en estudios previos sobre hojarasca procedente de ecosistemas de caducifolios (Quideau *et al.*, 2000; Knicker *et al.*, 2006, Alarcón-Gutiérrez *et al.*, 2008). A pesar de su similitud a grandes rasgos, se observaron no obstante diferencias significativas en función de la especie forestal. De esta forma,

los compuestos C *O*-alquílico, estructuras consideradas como fácilmente degradables, no sólo fueron abundantes en todos ellos sino que además resultaron significativamente más altos en la hojarasca procedente de las parcelas de castaños ( $\chi^2$  test,  $P \leq 0,001$ ), mientras que los C aromáticos y fenólicos, en general de carácter más recalcitrante, y los C de tipo carbonílico, tuvieron una mayor presencia en el material vegetal procedente de abedules ( $\chi^2$  test,  $P \leq 0,001$ ). Estas disimilitudes pusieron de manifiesto la distinta calidad del sustrato en los tres tipos de ecosistemas forestales, de tal forma que el material vegetal procedente de los bosques de castaños, con una mayor proporción de compuestos más fácilmente degradables, podría ser considerado de mayor calidad (en concordancia con su menor relación C/N) que la hojarasca perteneciente a los bosques de abedules, donde predominaron en cambio compuestos más resistentes a la degradación de acuerdo con su relación C/N más alta, mostrando el material vegetal recogido en los robledales una composición intermedia entre los otros dos tipos de ecosistemas con respecto a este parámetro (C/N).

**Tabla 21.** Distribución porcentual de los distintos grupos funcionales determinados mediante  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR por integración del espectro obtenido para la hojarasca procedente de los bosques de robles, castaños y abedules, junto con el índice de polaridad y la relación C alifático/*O*-alquílico.

Hojarasca	C alifático 0-45 ppm	C <i>N</i> -alquílico 45-65 ppm	C <i>O</i> -alquílico 65-95 ppm	C acetálico 95-112 ppm	C aromático 112-140 ppm	C fenólico 140-160 ppm	C carbonílico 160-220 ppm	IP	ID
<i>Q. robur</i>	18,9	12,9	36,3	8,5	11,31	5,8	6,3	1,8	0,5
<i>C. sativa</i>	16,1	11,2	42,2	9,8	10,5	5,0	5,1	2,2	0,4
<i>B. alba</i>	18,0	12,1	22,2	12,8	13,9	9,1	11,9	1,4	0,8

IP: Índice de Polaridad; ID: relación C alifático / C *O*-alquílico

Dado que los grupos funcionales usualmente asociados a compuestos lábiles, tales como el C *O*-alquílico, son preferentemente degradados por los microorganismos en comparación con otras estructuras químicas más resistentes, como pueden ser la mayoría de los C alifáticos, que según Du *et al.* (2014) son característicos de lípidos, ácidos grasos y otros polímeros alifáticos procedentes de plantas, algunos autores han propuesto utilizar la relación C alifático/C *O*-alquílico (ID) como indicador del grado

de descomposición del sustrato, dado que la misma se va incrementando a medida que éste va siendo degradado (Kögel-Knabner *et al.*, 1988; Baldock *et al.*, 1997). Al aplicar esta relación a la hojarasca procedente de los distintos tipos de ecosistemas se observó que presentaron una proporción de C alifático/C O-alquílico diferente en función de la especie forestal de procedencia (Tabla 21). Así, el contenido en C alifático respecto al de O-alquílico fue significativamente mayor ( $\chi^2$  test,  $P \leq 0,006$ ) en la hojarasca de los ecosistemas de abedules que el observado en el material vegetal procedente de bosques de castaños y 1,5 veces inferior en el de robles, ( $\chi^2$  test,  $P \leq 0,001$ ), y cuyos valores se encuentran dentro de los rangos observados por otros autores para hojarasca de diferentes bosques templados (Almendros *et al.*, 2000; Lorenz *et al.*, 2000; Fernandez *et al.*, 2003; Alarcón-Gutiérrez *et al.*, 2008).

El índice de polaridad del material vegetal, que proporciona una estimación del grado de hidrofiliidad del sustrato reflejando la predominancia de grupos polares frente a grupos apolares, mostró, en el caso de los restos vegetales procedentes de los diferentes ecosistemas estudiados, valores medios hasta 0,8 unidades mayor ( $\chi^2$  test,  $P \leq 0,0002$ ) en la hojarasca de bosques de castaños (IP=2,2) comparada con la de abedules (IP=1,4) y 0,4 unidades superior a la de robles (IP=1,8), poniendo de manifiesto el carácter más hidrofílico de la hojarasca recogida en los bosques de castaños comparada con la de robles o abedules.

#### **4.1.3.1.2. Composición isotópica**

Los análisis isotópicos de la hojarasca procedente de los tres tipos de ecosistemas estudiados mostraron valores de abundancia natural en  $^{13}\text{C}$  situados dentro del rango normalmente encontrado en la bibliografía para la vegetación  $\text{C}_3$  (O'Leary, 1995; Fernandez *et al.*, 2005; Cabaneiro *et al.*, 2009). Al comparar entre sí los distintos bosques (Tabla 20), lo más destacable fue el menor contenido en  $^{13}\text{C}$  del material vegetal procedente de las parcelas de *B. alba* (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) comparado con el de los bosques de las otras dos especies. Así, los valores medios del  $\delta^{13}\text{C}$  fueron un 0,8 ‰ más altos en el caso de *Q. robur* y un 0,4 ‰ en el de *C. sativa* en comparación con la

hojarasca de los abedulares, posiblemente debido a una diferente discriminación fotosintética del C propia de cada una de estas tres especies arbóreas.

Por otra parte, se encontró una correlación estadísticamente significativa para los tres tipos de ecosistemas ( $r=-0,719$ ;  $P\leq 0,01$ ) entre el valor del C/N y el contenido en  $^{13}\text{C}$  en la hojarasca, asociando generalmente los mayores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  a hojarascas de más alta calidad y por tanto más fácilmente degradables con menor relación C/N, característica que coincide con el material vegetal procedente de bosques constituidos por *C. sativa* como especie dominante.

Otros autores también observaron correlaciones negativas significativas entre el valor de  $\delta^{13}\text{C}$  de la madera y la calidad de la masa arbórea (calidad estimada a partir de la cuantificación de la altura del árbol dominante a una edad determinada) en ecosistemas forestales de perennifolias en Galicia (Fernandez *et al.*, 2005), lo que sugiere que la composición isotópica de la hojarasca puede estar influenciada no sólo por el tipo de especie vegetal de la que procede, sino también de las características de la masa arbórea.

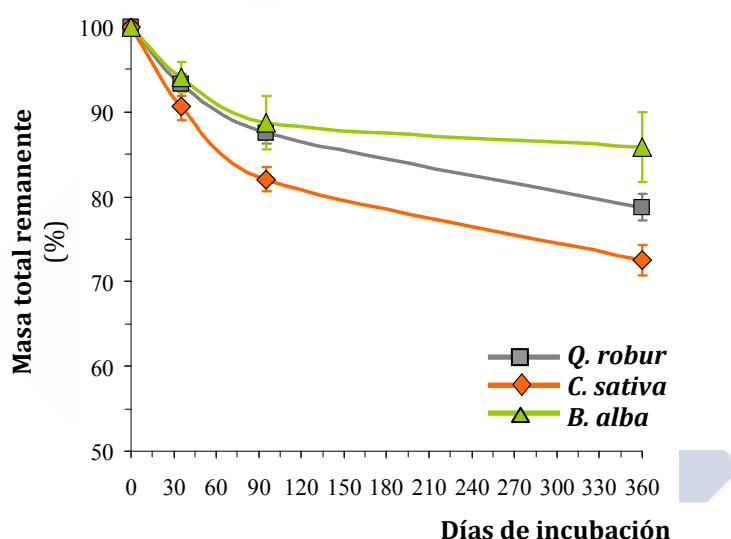
#### **4.1.3.2. Biodegradabilidad de los aportes vegetales**

Para el estudio de la biodegradabilidad del material vegetal procedente de los 12 ecosistemas seleccionados en los que se desarrollan especies forestales caducifolias autóctonas que han alcanzado un estado de equilibrio bioestable, se llevaron a cabo en el laboratorio incubaciones de larga duración (un año), en estufa bajo condiciones controladas de temperatura y humedad, durante las cuales se determinó periódicamente el  $\text{CO}_2$  producido a lo largo del proceso biodegradativo. Se realizó también un seguimiento de las pérdidas de peso, de los contenidos de C y N y de la composición isotópica en  $^{13}\text{C}$  de la hojarasca a diferentes tiempos durante el periodo de incubación ( $T_0=0$ ,  $T_1=36$ ,  $T_2=98$  y  $T_3=360$  días) con el fin de cuantificar los cambios producidos en cada uno de estos parámetros.

A lo largo de la incubación se observaron pérdidas de peso significativas (ANOVA;  $P\leq 0,001$ ) en todas las muestras independientemente del tipo de ecosistema forestal de



procedencia. Los descensos medios respecto al peso inicial superaron en todos los casos el 10 % al final del periodo de incubación, con pérdidas medias del 14, 21 y 28 % para la hojarasca procedente de bosques de abedules, robles y castaños, respectivamente (Fig. 42), descensos que se aproximan a los encontrados por otros autores en estudios sobre degradación de material vegetal de especies caducifolias desarrolladas bajo condiciones climáticas similares (Jacob *et al.*, 2010; Patricio *et al.*, 2012).



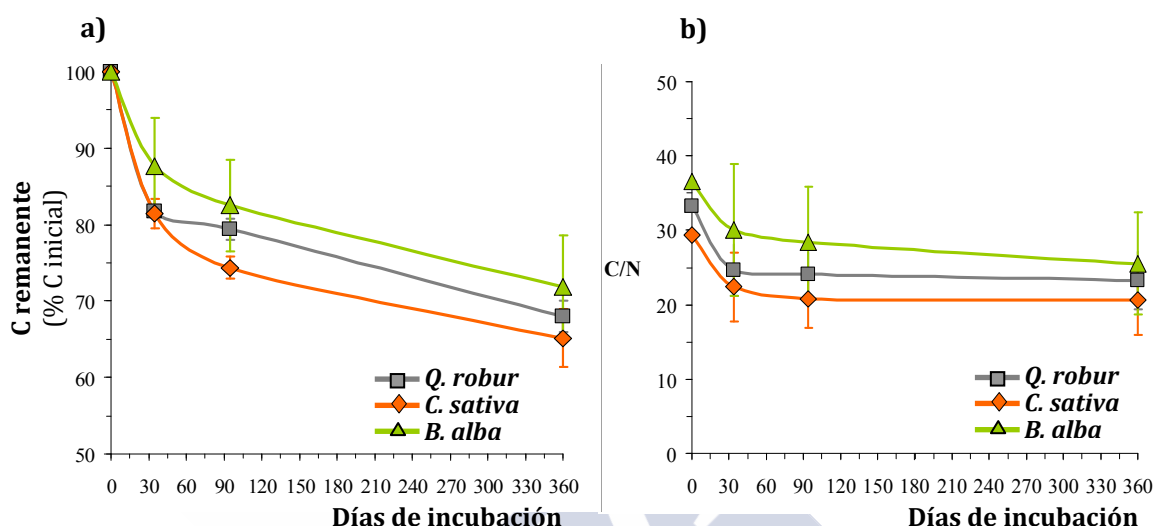
**Figura 42.** Masa remanente, expresada como porcentaje de la masa inicial (valores medios $\pm$ DE, n=4) de la hojarasca procedente de los ecosistemas de robles, castaños y abedules a lo largo del periodo degradativo.

Las disminuciones observadas fueron en general más acusadas durante las primeras semanas de incubación para los tres tipos de ecosistemas, hecho que coincide con algunos de los resultados aportados por Couteaux *et al.* (1998) o Lusk *et al.* (2001) para estudios de descomposición de hojarasca fresca. El material vegetal de los bosques de castaños fue el que experimentó los mayores descensos de peso total en comparación con el de los bosques de robles (ANOVA;  $P \leq 0,02$ ) o de abedules (ANOVA;  $P \leq 0,02$ ), mientras que en éstos últimos, las pérdidas de peso iniciales fueron algo menos acusadas, descomponiéndose su hojarasca de manera más lenta en las fases iniciales del proceso degradativo.

En concordancia con estas pérdidas de peso, se observaron cambios en la composición química de los distintos sustratos vegetales, tal como se refleja en las variaciones experimentadas por los contenidos en C y en N, y como consecuencia en la relación C/N, a lo largo del proceso biodegradativo (Fig. 43). Todas las muestras experimentaron en general descensos en dichos parámetros, siendo más acusados en el caso del C, en el cual ya se encontraron disminuciones significativas desde el primer mes de incubación (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ). Las mayores reducciones de la concentración de C en los tres tipos de sustratos fueron las detectadas durante las primeras semanas, con descensos medios del 12, 18 y 19 % respecto de la proporción inicial de C en las muestras de abedules, robles y castaños, respectivamente (Fig. 43a), existiendo un comportamiento significativamente diferente durante este periodo en función del tipo de especie forestal. Así, la hojarasca procedente de los ecosistemas de castaños experimentó pérdidas de C significativamente mayores a las cuantificadas en el material vegetal de los bosques de abedules (ANOVA;  $P \leq 0,005$ ; entre los tiempos  $T_0 - T_1$ ) y de robles ( $P \leq 0,01$ ; entre los tiempos  $T_1 - T_2$ ). Estas diferencias fueron reduciéndose a medida que avanzó el proceso degradativo, de tal manera que, a pesar de los distintos contenidos medios en C inicial cuantificados en cada una de las muestras vegetales (54, 49 y 44 % para los bosques de abedules, robles y castaños, respectivamente), las pérdidas de C al final de la incubación fueron muy similares entre los tres tipos de hojarasca, con porcentajes medios del 28, 32 y 35 % para los sustratos procedentes de abedules, robles y castaños, respectivamente, destacando que el material vegetal con mayor contenido en C fue el que menores pérdidas porcentuales de este elemento experimentó al final de la incubación, lo que se corresponde con la hojarasca procedente de los ecosistemas de abedules.

Como consecuencia de los cambios en los contenidos en C y N, la relación C/N también experimentó modificaciones durante la duración del experimento, encontrando disminuciones significativas (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ) en todas las muestras estudiadas a medida que avanzaba el proceso de descomposición entre los distintos intervalos analizados (Fig. 43b). De nuevo los mayores cambios tuvieron lugar durante las

primeras semanas del proceso de descomposición, con descensos medios respecto al valor inicial de la relación C/N de 7 y 8 unidades para la hojarasca de bosques de castaños y abedules, y de hasta 9 unidades para la hojarasca procedente de robledales.



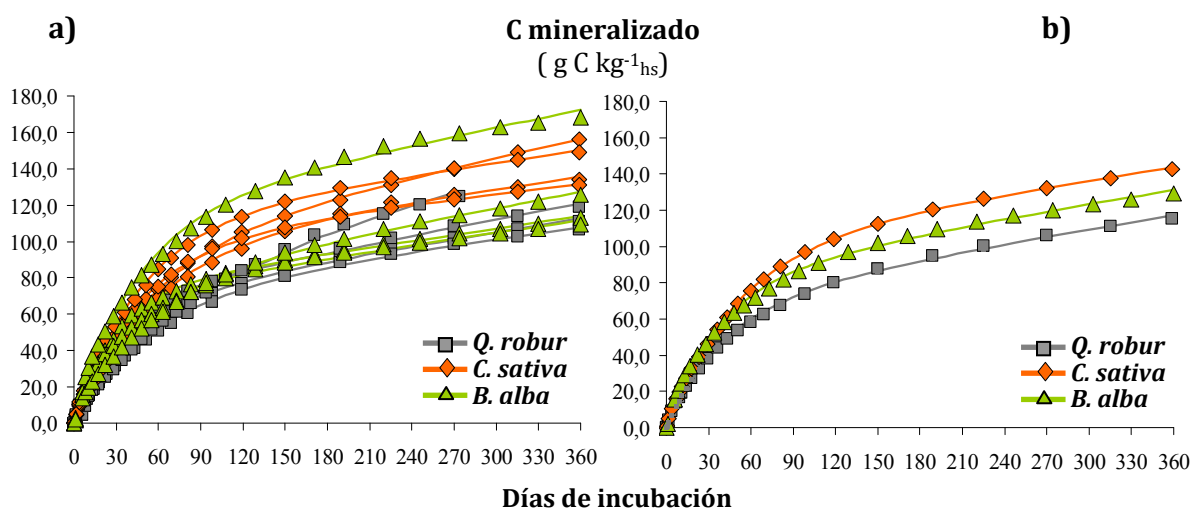
**Figura 43.** (a) Contenido medio (media±DE, n=4) de C remanente (expresado como porcentaje del C inicial), y (b) relación C/N (media±DE, n=4) correspondiente al material vegetal procedente de los bosques de robles, castaños y abedules a lo largo del periodo degradativo.

En resumen, de la tendencia temporal observada en los cambios experimentados a lo largo de la incubación por los distintos materiales vegetales se deduce que, tras la explosión inicial de actividad microbiana (relacionada con las condiciones óptimas para la biodegradación establecidas en el laboratorio), durante la cual las diferencias entre especies fueron significativas, los procesos degradativos de los distintos sustrato experimentaron una segunda fase menos activa y en la que las diferencias entre las tres especies fueron mucho menos acusadas.

#### 4.1.3.2.1. Dinámica de mineralización potencial del carbono

En la figura 44 aparecen representados los valores acumulados de C-CO<sub>2</sub> liberados por las diferentes muestras vegetales pertenecientes a los ecosistemas de robles, castaños y abedules a lo largo de las 52 semanas de incubación. En ella se observa que, a pesar de las diferencias iniciales en cuanto a la composición química del material vegetal de los tres tipos de bosques, todos ellos presentaron cinéticas de mineralización similares que

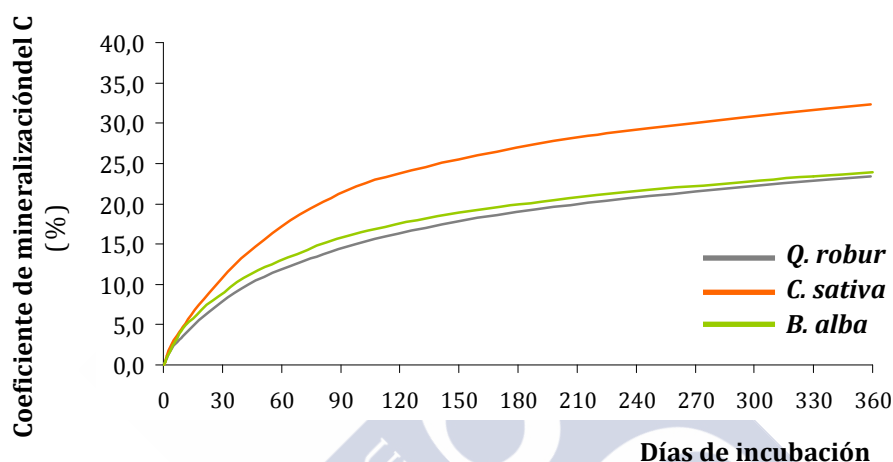
dieron lugar a curvas con pendientes pronunciadas durante las primeras semanas que a partir de los tres meses y a medida que avanzaba el proceso de descomposición fueron mucho menos acusadas.



**Figura 44.** a) Valores acumulados de C-CO<sub>2</sub> liberado por la hojarasca durante un año de incubación para cada uno de los 12 ecosistemas estudiados. Las líneas se corresponden a los valores pronosticados por el modelo cinético exponencial doble [ $\zeta_t = \zeta_0(1 - e^{-k_1 t}) + (\zeta_R)(1 - e^{-k_2 t})$ ] propuesto por Andrén y Paustian (1987) y los símbolos representan los datos experimentales obtenidos durante las incubaciones bajo condiciones controladas de laboratorio. (b) Valores medios (n=4) para cada tipo de ecosistema.

Además, a pesar de que existen diferencias apreciables entre las distintas parcelas estudiadas, se observó que durante la biodegradación de la hojarasca la cantidad total de C mineralizado al final de la incubación exhibió una notable similitud entre los valores obtenidos para un mismo tipo de especie forestal, con la excepción de los correspondientes a uno de los ecosistemas de abedules, desarrollado sobre un tipo de roca diferente, que es el que presentó los valores de mineralización más altos (Fig. 44a). Así, al considerar las cantidades medias de C-CO<sub>2</sub> liberado al cabo de un año de la incubación, con valores de 115, 129 y 143 g C kg<sup>-1</sup>hs para la hojarasca de robles, abedules y castaños, respectivamente (Fig. 44b), se puso de manifiesto que, a pesar de las diferencias intra-específicas, la cantidad de C mineralizado por las muestras correspondientes a los castaños fue significativamente más alta que la desprendida durante la descomposición de la hojarasca procedente de los robledales (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ).

Al utilizar como índice de descomposición el coeficiente de mineralización ( $\text{Coefmin}_{\text{hoj}}\% = \text{Cmin}/\text{C total} \times 100$ ), se observaron tasas de degradación iguales o superiores al 20 % del contenido inicial de C (Fig. 45), valores ligeramente inferiores a los recogidos por otros autores en estudios de biodegradabilidad de material fresco de diferentes especies forestales bajo condiciones climáticas similares (Couteaux *et al.*, 2002 o Fernandez *et al.*, 2003).



**Figura 45.** Curvas acumuladas de los valores medios ( $n=4$ ) del coeficiente de mineralización del C en la hojarasca correspondiente a cada uno de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados.

Tras la incubación de los sustratos tomados de los diferentes ecosistemas los coeficientes de mineralización medios fueron de 23,5, 24,0 y 32,4 % para la hojarasca de robles, abedules y castaños, respectivamente, destacando una mayor actividad mineralizadora en la hojarasca procedente de los ecosistemas de castaños con valores que, en este caso, fueron significativamente mayores que los presentados tanto por la de los ecosistemas de robles como por la de abedulares (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ).

Estos resultados concuerdan con los obtenidos al determinar la pérdida de peso experimentada por el material vegetal a lo largo de la incubación, que presentó una correlación positiva estadísticamente significativa con la tasa de mineralización del C ( $r=+0,805$ ;  $P \leq 0,02$ ). Este hecho pone de manifiesto que las disminuciones de peso registradas durante el proceso de descomposición de los diferentes tipos de hojarasca son debidas en su mayor parte a pérdidas de C en forma de  $\text{CO}_2$ , que mayoritariamente se producen durante las primeras semanas.

Cuando se comparó la calidad del material vegetal, indicado por la relación C/N, con el coeficiente de mineralización, se observó que las muestras vegetales que alcanzaron las mayores tasas de descomposición al final del periodo de estudio fueron aquellas que presentaban inicialmente los valores más bajos de C/N. La baja relación C/N ha sido asociada por diversos autores (Lorenz *et al.*, 2000; Vesterdal *et al.*, 2008 o Strickland *et al.*, 2009) a sustratos de mayor calidad y más fácilmente degradables, lo que en el presente estudio se corresponde con la hojarasca de los ecosistemas con *C. sativa* como especie arbórea dominante. No obstante, aunque en términos generales, los resultados obtenidos para los bosques gallegos parecen confirmar la existencia de esta relación, tal como se deduce de lo anteriormente expuesto, esto no ocurre cuando se consideran pormenorizadamente las distintas etapas del proceso degradativo. Así, cuando se comparó la liberación de CO<sub>2</sub> procedente de la descomposición de los tres tipos de sustratos durante las primeras horas de la incubación (24 horas), fue la hojarasca con mayor relación C/N la que más rápidamente pareció degradarse durante este periodo, lo que ocurre en los bosques de abedules. Durante este espacio de tiempo (primeras 24 horas), tanto la cantidad absoluta del C mineralizado como la tasa de mineralización porcentual fueron significativamente mayores (ANOVA,  $P \leq 0,05$ ) en las muestras vegetales procedentes de los bosques de abedules respecto a los ecosistemas de castaños, mientras que a partir del segundo día esta tendencia se invirtió, encontrándose las más altas tasas de descomposición en la hojarasca de los ecosistemas de castaños respecto a la procedente de las otras dos especies forestales durante el resto del periodo degradativo controlado (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ).

Por otro lado, con el fin de comparar la cinética de mineralización de la materia orgánica de la hojarasca de los ecosistemas estudiados, los valores experimentales de C-CO<sub>2</sub> desprendido durante la incubación por las muestras pertenecientes a los 12 bosques se ajustaron a diferentes modelos cinéticos (*simple*: Jenny *et al.*, 1949; Olson 1963; *exponencial doble*: Lousier y Parkinson 1976; Andrén y Paustian 1987; y *triple*: Couteaux *et al.*, 1998), obteniendo los mejores resultados ( $R^2 \geq 0,995$ ) al utilizar el

modelo exponencial doble propuesto por Andrén y Paustian (1987), por lo que únicamente se incluyen en esta memoria los valores estimados mediante el mismo.

Los valores de los parámetros cinéticos obtenidos a partir del modelo exponencial doble, que considera la existencia de dos fracciones de diferente índole que se descomponen simultáneamente pero de forma independiente y con distintas velocidades de mineralización, junto con los índices de mineralización potencial (C mineralizado y coeficiente de mineralización) aparecen indicados en la tabla 22, presentando valores de magnitudes comparables a aquellos aportados por otros autores que utilizan este mismo modelo para estudios de descomposición de diferentes materiales vegetales (Fernandez *et al.*, 2003).

Respecto a las sustancias más fácilmente degradables que constituyen la denominada fracción lábil ( $\zeta_0$ ) de la hojarasca, los contenidos medios estimados según el modelo exponencial doble superaron en todos los casos los 64 g C kg<sup>-1</sup><sub>hs</sub> (Tabla 22), siendo esta fracción significativamente más abundante en los residuos procedentes de los ecosistemas de castaños que en los de robles (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ), con valores medios que superaron los 95 g C kg<sup>-1</sup><sub>hs</sub>, en los primeros.

Al expresar el C lábil en función del contenido en C inicial se observaron mayores porcentajes (ANOVA;  $P \leq 0,005$ ) de dicha fracción en el material vegetal procedente de los bosques de castaños (22 % de su C total) al compararlos con los de robles (14 %) o abedules (15 %), lo que sugiere una mayor disponibilidad de C lábil en la hojarasca de los ecosistemas donde la especie forestal dominante es *C. sativa* que pudo venir en parte determinada por la mayor presencia en este caso de compuestos orgánicos más fácilmente degradables tal como quedó patente en los análisis de <sup>13</sup>C CP/MAS NMR incluidos en esta memoria (apartado 4.1.2.2.1.).



**Tabla 22.** Mineralización potencial (C mineralizado y coeficiente de mineralización) y parámetros cinéticos estimados según el modelo cinético exponencial doble propuesto por Andrén y Paustian (1987)  $\zeta = \zeta_0(1 - e^{-\kappa t}) + (\zeta_R)(1 - e^{-\eta t})$  después de 360 días de incubación de la hojarasca procedente de los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

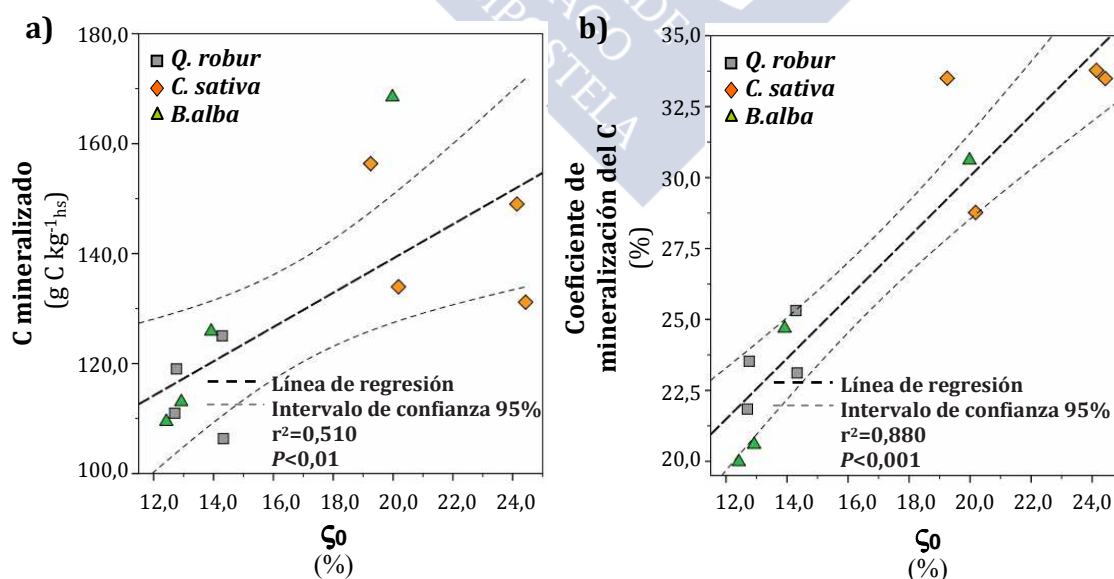
ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Mineralización potencial		Parámetros cinéticos				
		Media ± desviación estándar		Valores estimados ± error asintótico estándar				
		C mineralizado (g C kg <sup>-1</sup> ·hs)	Coeficiente de mineralización (%)	ζ <sub>0</sub> (g C kg <sup>-1</sup> ·hs)	κ (día <sup>-1</sup> )	ζ <sub>R</sub> (g C kg <sup>-1</sup> ·hs)	η x10 <sup>4</sup> (día <sup>-1</sup> )	R <sup>2</sup>
Q. robur	Qr1	125,1±0,6	25,3±0,3	70,6±3,3	0,024±0,002	423,4±11,0	4,04±0,03	0,997
	Qr2	111,0±1,2	21,8±0,2	64,5±1,8	0,024±0,001	443,5±22,5	3,20±0,16	0,999
	Qr3	106,4±6,1	23,1±1,3	65,9±2,8	0,019±0,001	394,1±8,9	3,14±0,25	0,999
	Qr4	119,9±1,5	23,5±0,3	64,5±1,1	0,033±0,001	441,4±25,1	3,80±0,11	0,999
	media±DE	115,4±8,3	23,5±1,4	66,4±2,9	0,025±0,006	425,6±22,9	3,55±0,44	
C. sativa	Cs1	134,0±3,3	28,8±0,7	94,0±4,4	0,018±0,001	371,7±22,5	3,32±0,42	0,998
	Cs2	131,2±3,1	33,5±0,8	95,7±1,6	0,022±0,001	296,0±11,4	3,36±0,21	1,000
	Cs3	149,0±3,0	33,8±0,7	106,5±2,4	0,022±0,001	334,6±10,9	3,91±0,27	0,999
	Cs4	156,4±1,9	33,5±0,4	89,8±2,0	0,019±0,001	377,0±11,5	5,39±0,19	1,000
	media±DE	142,6±12,1	32,4±2,4	96,5±7,1	0,020±0,002	344,9±37,6	3,99±0,97	
B. alba	Ba1	113,0±4,1	20,6±0,8	71,0±0,8	0,034±0,001	478,0±7,2	2,52±0,07	0,999
	Ba2	109,5±1,0	20,0±0,2	68,0±2,2	0,031±0,002	479,7±20,0	2,66±0,20	0,995
	Ba3	168,5±8,1	30,6±1,5	110,0±4,0	0,024±0,001	440,5±7,5	4,25±0,35	0,997
	Ba4	125,9±3,7	24,7±0,7	71,0±2,9	0,022±0,001	438,9±5,8	3,81±0,25	0,998
	media±DE	129,2±27,1	24,0±4,5	80,0±20,0	0,028±0,006	459,3±22,6	3,34±0,82	

$\zeta_0$ : C de la fracción lábil;  $\kappa$ : velocidad de mineralización instantánea de la fracción lábil;  $\zeta_R$ : C de la fracción recalitrante (C- $\zeta_0$ );  $\eta$ : velocidad de mineralización instantánea de la fracción recalitrante; R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; DE: desviación estándar.

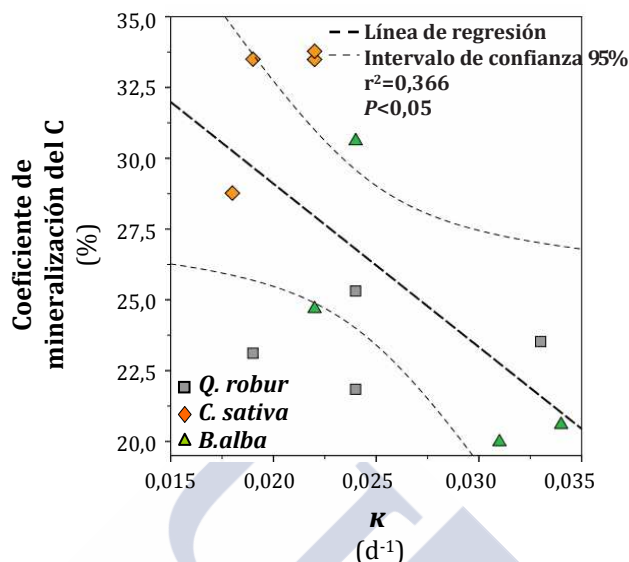
Por otra parte, las velocidades instantáneas de mineralización de la fracción lábil también presentaron diferentes valores en función del tipo de especie forestal del que proceden, así, las mayores velocidades de mineralización ( $\kappa$ ) fueron las encontradas para el material vegetal de abedules, con valores medios de  $0,028 \text{ día}^{-1}$ , significativamente más altos que los obtenidos para castaños,  $0,020 \text{ día}^{-1}$  (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) o robles  $0,025 \text{ día}^{-1}$ .

Al comparar los dos diferentes índices de mineralización total con los parámetros cinéticos estimados para la fracción orgánica lábil mediante la modelización matemática, se comprobó la existencia de algunas correlaciones estadísticamente significativas entre ellos. Tal como se observa en las figuras 46 y 47, el porcentaje de C lábil ( $\zeta_0$ ) se correlacionó positivamente con el C total mineralizado ( $r=+0,714$ ;  $P \leq 0,01$ ) y con el coeficiente de mineralización ( $r=+0,938$ ;  $P \leq 0,001$ ), mientras que la velocidad instantánea de mineralización de esta fracción se correlacionó negativamente con el coeficiente de mineralización ( $r=-0,605$ ;  $P \leq 0,04$ ).

Todo ello pone de manifiesto la importancia del material vegetal más lábil en los procesos de descomposición a pesar de que éste representó una fracción minoritaria en todas las hojarascas estudiadas.



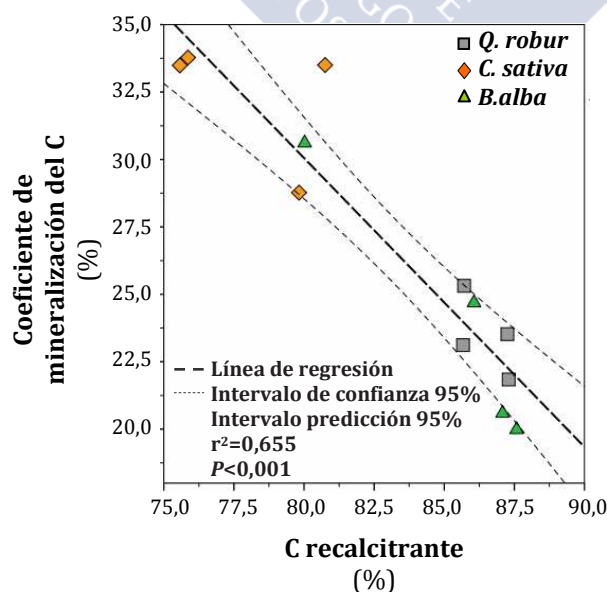
**Figura 46.** Correlaciones del contenido en C lábil (%) con el C mineralizado (a) y con el coeficiente de mineralización (b) de la hojarasca de robles, castaños y abedules.



**Figura 47.** Correlación entre el coeficiente de mineralización y la velocidad instantánea de mineralización de la fracción lábil del C ( $\kappa$ ) de la hojarasca de robles, castaños y abedules.

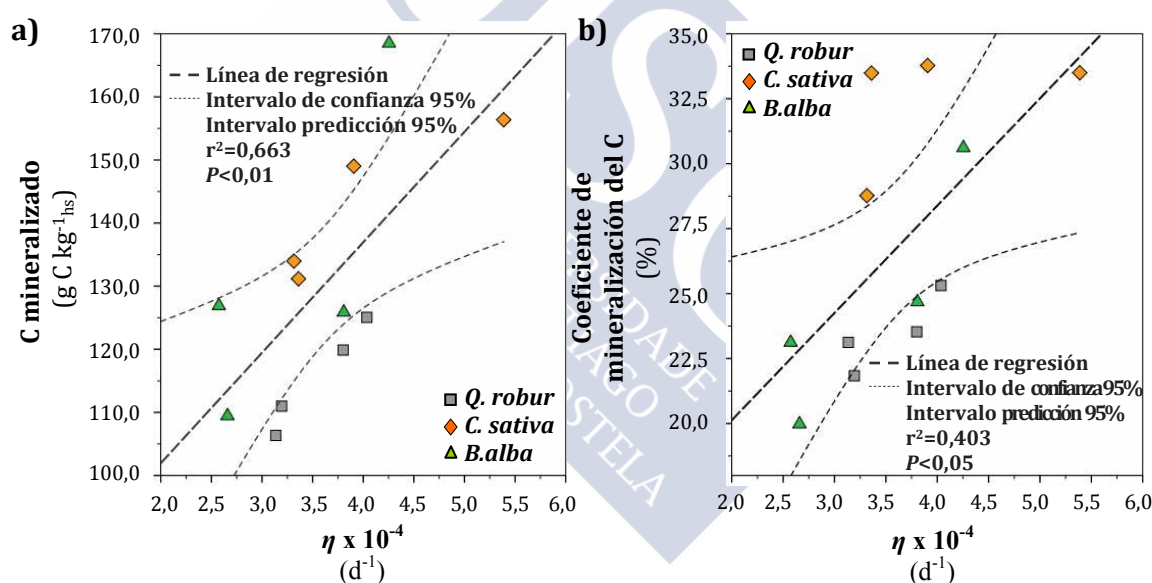
La relación entre la composición química de la hojarasca y la velocidad de mineralización de la fracción más lábil del C se confirmó con las correlaciones estadísticamente significativas encontradas entre los parámetros de mineralización y determinados grupos orgánicos funcionales. Concretamente la correlación encontrada entre el porcentaje de grupos acetales, con frecuencia asociados a estructuras polisacáridicas de relativa degradabilidad (Sjögersten *et al.*, 2003), y el C total mineralizado ( $r=+0,816$ ;  $P\leq 0,03$ ) reflejó la influencia de estos compuestos más lábiles sobre los procesos de descomposición del material vegetal. En el mismo sentido se observaron correlaciones positivas estadísticamente significativas entre la proporción de los grupos acetálicos y el contenido absoluto,  $\zeta_0$  ( $r=+0,928$ ;  $P\leq 0,003$ ) y relativo de C lábil, %  $\zeta_0$  ( $r=+0,780$ ,  $P\leq 0,04$ ). En el caso particular de los ecosistemas de castaños, la abundancia de este tipo de compuestos en su hojarasca, junto con la de C O-alquílicos, también más abundantes en estos bosques y considerados igualmente como lábiles o fácilmente degradables (Baldock *et al.*, 1992; Prescott *et al.*, 2004), pudieron ser, entre otros factores, los responsables de los mayores valores de C lábil estimados a partir de la biodegradación de la hojarasca de este tipo de bosques caducifolios.

Por otro lado, la fracción orgánica más recalcitrante de la hojarasca superó en todos los casos el 75 % de la totalidad de su C, con valores medios del 78, 85 y 87 % para el material vegetal de castaños, abedules y robles, respectivamente (Tabla 22). Los contenidos medios de este tipo de C estimados para las hojarascas de robledales y abedulares, con valores de 426 y 459 g C kg<sup>-1</sup><sub>hs</sub>, respectivamente, fueron significativamente superiores a los de castaños (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ), cuya concentración fue de 345 g C kg<sup>-1</sup><sub>hs</sub>. Para los restos vegetales de los distintos tipos de ecosistemas estudiados, la mayor o menor abundancia de compuestos recalcitrantes parece estar relacionada con la riqueza en determinados grupos orgánicos funcionales presentes en su hojarasca. De esta forma, la presencia de compuestos tales como grupos fenólicos, aromáticos y alquílicos, considerados típicamente recalcitrantes por diversos autores (Marín-Spiotta *et al.*, 2008), pudo condicionar en cierta medida los más altos valores estimados para esta fracción en el material vegetal de los ecosistemas de robles y abedules al compararlos con el procedente de los bosques de castaños. Por otro lado, se observó una correlación negativa estadísticamente significativa ( $r = -0,825$ ;  $P \leq 0,001$ ; Fig. 48) entre el contenido de esta fracción y el coeficiente de mineralización del C, hecho indicativo del carácter recalcitrante de los compuestos que la integran, más difícilmente degradables por parte de los microorganismos.



**Figura 48.** Correlación entre el coeficiente de mineralización del C y la proporción de C recalcitrante (%) en la hojarasca de robles, castaños y abedules.

Por el contrario, respecto a la velocidad instantánea de mineralización de la fracción más recalcitrante que, tal como era de esperar, fue en promedio mucho menor que la estimada para la fracción lábil (hasta 100 veces más baja), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los diferentes tipos de bosques (Tabla 22), aunque se correlacionó significativamente con los diferentes índices de mineralización. Así, la velocidad de descomposición de la fracción recalcitrante del C ( $\eta$ ) presentó una correlación positiva estadísticamente significativa tanto con el C total mineralizado ( $r=+0,667$ ;  $P\leq 0,01$ ) como con el coeficiente de mineralización ( $r=+0,761$ ;  $P\leq 0,05$ ), tal como se observa en la figura 49, poniéndose de manifiesto la dependencia de estos índices de la accesibilidad de la fracción más estable de la materia orgánica, fracción predominante en la hojarasca de todos los ecosistemas forestales estudiados.



**Figura 49.** Correlación entre el C mineralizado (a) y el coeficiente de mineralización (b) con la velocidad de mineralización instantánea de la fracción recalcitrante del C ( $\eta$ ) presente en las muestras correspondientes al material vegetal de los tres tipos de ecosistemas estudiados.

A partir de estos mismos parámetros y mediante la aplicación de las ecuaciones propuestas por Patricio *et al.* (2010), se estimaron los tiempos de semi-vida y las tasas de renovación correspondientes a las fracciones del C lábil y recalcitrante presentes en la hojarasca procedente de los tres tipos de ecosistemas estudiados, con lo que se puso de manifiesto la existencia de diferencias significativas en función de la especie forestal dominante (Tabla 23).

De esta forma, el tiempo de semi-vida correspondientes a la fracción orgánica lábil de la hojarasca procedente de los ecosistemas de castaños fue, en promedio, de 35 días, significativamente superior (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ) a los 26 días de la de abedules y 29 de robles. En cambio, el tiempo de semi-vida de la fracción más recalcitrante del C fue de alrededor de 5 años para la hojarasca de castaños, 5 años y medio para la de robles y de poco más de 6 años de media para el material vegetal procedente de los bosques de abedules. Por consiguiente, la tasa de renovación de la fracción lábil fue también significativamente mayor para la hojarasca de los bosques de castaños, con valores medios de 50 días frente a los 42 de robles o 37 de abedules (ANOVA;  $P \leq 0,05$ ), mientras que para la fracción más recalcitrante dicha tasa fue estimada en alrededor de 7 años para el material vegetal procedente de los ecosistemas de castaños, en casi 8 años para la de robles y en cerca de 9 años para los residuos correspondientes a los bosques donde la especie forestal dominante es *B. alba*.

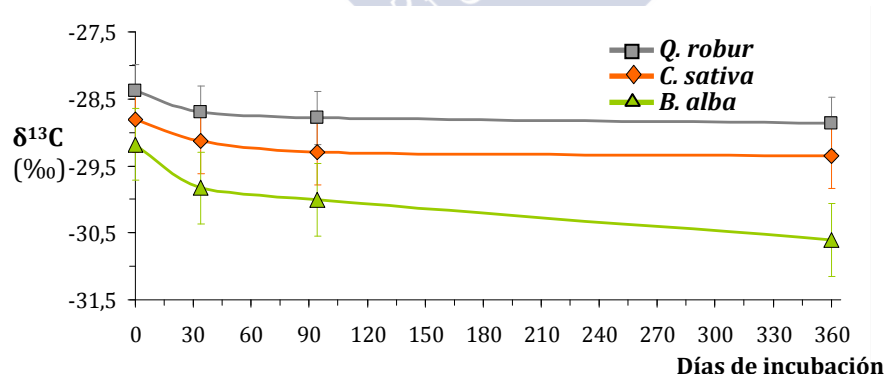
**Tabla 23.** Tiempos de semi-vida y tasas de renovación de la fracción orgánica lábil (*L*) y recalcitrante (*R*) de la hojarasca de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados obtenidos tras el ajuste a la ecuación de primer orden del modelo cinético exponencial doble [ $S_t = S_0(1 - e^{-\kappa t}) + (S_R)(1 - e^{-\eta t})$ ] propuesto por Andrén y Paustian (1987), calculados de acuerdo con Patricio *et al.* (2012) como: *tiempo de semi-vida* =  $0,693/\kappa$  o *tasa de renovación* =  $1/\kappa$  para la fracción lábil y *tiempo de semi-vida* =  $0,693/\eta$  o *tasa de renovación* =  $1/\eta$  para la fracción recalcitrante.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Fracción lábil ( <i>L</i> )		Fracción recalcitrante ( <i>R</i> )	
		Semi-vida <i>L</i> (meses)	Tasa de renovación <i>R</i> (meses)	Semi-vida <i>L</i> (meses)	Tasa de renovación <i>R</i> (meses)
<i>Q. robur</i>	Qr1	1,0	1,4	57,2	82,5
	Qr2	1,0	1,4	72,1	104,1
	Qr3	1,2	1,8	73,6	106,2
	Qr4	0,7	1,0	60,8	87,7
	media±DE	1,0±0,2	1,4±0,3	65,9±8,2	95,1±11,8
<i>C. sativa</i>	Cs1	1,3	1,9	69,7	100,6
	Cs2	1,1	1,5	68,8	99,2
	Cs3	1,1	1,5	59,2	85,4
	Cs4	1,2	1,8	42,9	61,9
	media±DE	1,2±0,1	1,7±0,2	60,1±12,4	86,7±17,9
<i>B. alba</i>	Ba1	0,7	1,0	88,1	127,1
	Ba2	0,8	1,1	86,9	125,4
	Ba3	1,0	1,4	54,3	78,4
	Ba4	1,0	1,5	60,7	87,6
	media±DE	0,9±0,2	1,2±0,3	72,5±17,5	104,6±25,3

Por tanto, lo más destacable de los resultados obtenidos en las experiencias de biodegradación del material vegetal llevados a cabo en el laboratorio fue que, a parte del hecho de constatar la mayor bioestabilidad de la hojarasca procedente de los ecosistemas de robles y abedules frente a la de castaños, se puso de manifiesto una clara asociación entre la labilidad de los restos vegetales y la abundancia en los mismos de ciertos grupos funcionales (esto es, C O-alquílico).

#### 4.1.3.2.2 Dinámica isotópica $^{13}\text{C}$ durante el proceso biodegradativo

A lo largo del proceso de descomposición de la hojarasca se observaron patrones isotópicos similares en las muestras vegetales procedentes de los tres tipos de ecosistemas forestales. A pesar de las diferencias isotópicas iniciales existentes entre especies, disimilitudes que se mantuvieron a lo largo del proceso de incubación ( $T_0$ :  $P \leq 0,041$ ,  $T_1$ :  $P \leq 0,008$ ,  $T_2$ :  $P \leq 0,005$ ;  $T_3$   $P \leq 0,005$ ), con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en la hojarasca procedente de los bosques de abedules siempre inferiores a los de robles y castaños, en todos los residuos analizados se dio un empobrecimiento progresivo en  $^{13}\text{C}$  a medida que avanzó la biodegradación (Fig. 50). Además, dicho empobrecimiento fue incluso algo más acusado en las muestras correspondientes a las parcelas de abedulares, ya inicialmente menos ricas en  $^{13}\text{C}$ .



**Figura 50.** Evolución temporal de la composición isotópica ( $^{13}\text{C}$ ) a lo largo del proceso de incubación del material vegetal procedente de los distintos ecosistemas forestales estudiados (valores medios  $\pm$  DE,  $n=4$ ).

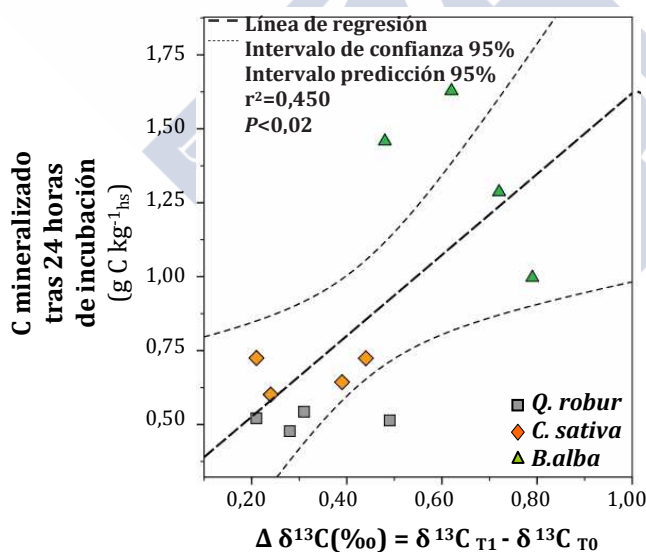
Descensos en el contenido en  $^{13}\text{C}$  durante la descomposición de diferentes sustratos vegetales también fueron mencionados por algunos autores que los achacaron en parte



al aumento relativo de lignina a lo largo del proceso degradativo (Fernandez *et al.*, 2003; Preston *et al.*, 2006). Así, de acuerdo con esto, el empobrecimiento en  $^{13}\text{C}$  encontrado, preferentemente en las primeras fases de la incubación de la hojarasca de los tres tipos de ecosistemas, podría ser atribuido a una preservación selectiva de lignina durante la degradación de las muestras vegetales (fitopolímero estructural típicamente empobrecido en  $^{13}\text{C}$  según Melillo *et al.*, 1989) posiblemente acompañada de una descomposición preferente de sustancias relativamente enriquecidas en  $^{13}\text{C}$  más fácilmente degradables por la comunidad microbiana, tales como proteínas, lípidos, azúcares, almidón y otros carbohidratos y biomoléculas, incluidas en la fracción no-ADF descrita por Fernandez *et al.* (2003) y que tendría lugar durante el proceso degradativo en este tipo de sustratos (Quideau *et al.*, 2000).

Los resultados obtenidos mediante la monitorización isotópica ( $^{13}\text{C}$ ) de la biodegradación de las muestras vegetales estudiadas sugieren, al igual que los datos correspondientes al estudio de la cinética de mineralización del C, la existencia de dos etapas diferenciadas a lo largo del proceso degradativo: una primera fase más activa, con un claro descenso en  $^{13}\text{C}$  respecto a la composición inicial de los restos vegetales procedentes de los tres tipos de bosques y una segunda fase posterior ya menos activa, en la que los residuos presentan menores variaciones en el contenido de este isótopo del C y donde los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  permanecieron en general prácticamente inalterados hasta el final del experimento de incubación. De esta forma, durante las primeras semanas del estudio respirométrico, caracterizadas por una relativamente alta actividad de mineralización del C, la mayoría del  $\text{CO}_2$  liberado por la hojarasca en descomposición pudo derivar de la degradación selectiva de grupos funcionales de mayor labilidad y más enriquecidos en  $^{13}\text{C}$  que el material de partida (usualmente asociados a sustancias de alta labilidad como indican Gleixer *et al.*, 1993 o Fernandez *et al.*, 2003), dejando como remanente residuos sólidos empobrecidos en este isótopo pesado del C. Así, se observaron durante esta primera etapa del proceso biodegradativo descensos destacables en  $^{13}\text{C}$  en la hojarasca de los tres tipos de ecosistemas estudiados, siendo los valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  de los residuos sólidos tras 5 semanas de incubación hasta un 0,32 ‰ (bosques de robles y castaños) y un 0,65 ‰ (bosques de

abedules) más bajos en comparación con los valores iniciales de la hojarasca recién recogida. Esto apunta, particularmente en las primeras fases de la incubación, a un posible fraccionamiento en  $^{13}\text{C}$  durante la descomposición de los residuos vegetales, que se refleja en correlaciones positivas ( $r=+0,671$ ;  $P\leq 0,017$ ) encontradas entre los cambios isotópicos en  $^{13}\text{C}$  ( $\Delta \delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{T1} - \delta^{13}\text{C}_{T0}$ ) y la cantidad de C mineralizado en etapas muy tempranas de la incubación (primeras 24 horas; Fig. 51), sugiriendo que la citada mineralización selectiva de sustancias lábiles enriquecidas en  $^{13}\text{C}$  tiene lugar principalmente durante las primeras horas del proceso degradativo al que fueron sometidos los distintos sustratos considerados en este estudio. Una vez que concluyó esta primera fase, comenzó la segunda etapa menos activa, caracterizada por una discriminación de  $^{13}\text{C}$  en general menos perceptible, en la que apenas se apreciaron cambios en la signatura isotópica de los residuos sólidos remanentes.



**Figura 51.** Relación entre el C mineralizado y los cambios isotópicos ( $\Delta \delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{T1} - \delta^{13}\text{C}_{T0}$ ;  $T_1=36$  días,  $T_0=0$  días) que tienen lugar en las primeras fases de la incubación para la hojarasca procedente de los bosques de robles, castaños y abedules.

Al comparar la dinámica isotópica del  $^{13}\text{C}$  a lo largo de la degradación de la hojarasca procedente de los distintos tipos de ecosistemas estudiados en función de la especie forestal, se observó que, a pesar de la existencia de un patrón de descomposición similar entre los tres tipos de sustratos vegetales, tal como se señaló anteriormente, sí

se pueden destacar ciertas diferencias de magnitud en la discriminación del  $^{13}\text{C}$ , fundamentalmente durante los primeros momentos de la incubación, entre la hojarasca procedente de los bosques de abedules en comparación con la de robles o castaños. Así, la discriminación isotópica en  $^{13}\text{C}$  durante las primeras semanas del proceso biodegradativo fue hasta dos veces más alta en la hojarasca procedente de los bosques de abedules que la presentada por el material vegetal correspondiente a los ecosistemas de robles y castaños, resultando estas diferencias estadísticamente significativas (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ). Al final de la incubación las diferencias en los contenidos medios en  $^{13}\text{C}$  entre los residuos vegetales de los tres tipos de ecosistemas continuaron siendo estadísticamente significativas (ANOVA;  $P \leq 0,001$ , ya que en ese momento la hojarasca procedente de los bosques de abedules alcanzó valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  un 1,4 ‰ más bajos que el sustrato inicial, mientras que estos descensos únicamente fueron de un 0,5 ‰ en robles y un 0,6 ‰ en castaños.

Este particular comportamiento observado durante la biodegradación de la hojarasca procedente de los ecosistemas de abedules podría estar relacionado con la distinta calidad del sustrato, indicada por su mayor relación C/N, y con un mayor grado de discriminación isotópica por parte de los microorganismos involucrados en los procesos de descomposición. Aunque diversos autores han asociado un mayor valor de C/N con una menor calidad del sustrato en términos de biodegradabilidad (Swift *et al.*, 1979; Paustian *et al.*, 1997; Lorenz *et al.*, 2000; Seneviratne, 2000; Corbeels, 2001; Vesterdal *et al.*, 2008; Strickland *et al.*, 2009), los datos obtenidos en el presente estudio muestran que dicha asociación puede no ser aplicable a los procesos de mineralización que tienen lugar durante los primeros momentos de la incubación, tal como ya se apuntó anteriormente al destacar las altas tasas de descomposición registradas durante las primeras horas del proceso degradativo en aquellas hojarascas con mayor relación C/N, tales como las procedentes de los ecosistemas donde la especie dominante es *B. alba*. Más allá de la mayor o menor biodegradabilidad de los diferentes sustratos vegetales, los resultados del presente estudio ponen de manifiesto que el valor de la relación C/N parece relacionarse con un destacado consumo preferente de sustancias relativamente enriquecidas en  $^{13}\text{C}$  durante los primeros momentos del proceso

degradativo, lo que pudo generar los mayores cambios isotópicos observados durante la degradación del material vegetal de los bosques de abedules comparado con los de robles o castaños.

De todo ello, se deduce que las diferencias más destacables relacionadas con el proceso de descomposición e incorporación al suelo de los restos vegetales procedentes de los tres tipos de bosques estudiados vinieron determinadas por su distinta naturaleza y las diferentes características bioquímicas de los mismos, que parece afectar no sólo a su cinética de descomposición sino también a la magnitud de la discriminación del  $^{13}\text{C}$  durante su degradación, de tal forma que la biodegradabilidad del material vegetal parece venir fundamentalmente determinada por la cantidad de C lábil presente en la hojarasca mientras que la extensión de la discriminación isotópica por el tipo de compuestos predominantes en esta fracción. Debido a la importancia de los compuestos lábiles en los procesos de mineralización, aquellos sustratos vegetales con una mayor proporción de los mismos fueron los que presentaron las mayores tasas de descomposición, como es el caso de la hojarasca procedente de los ecosistemas de castaños.

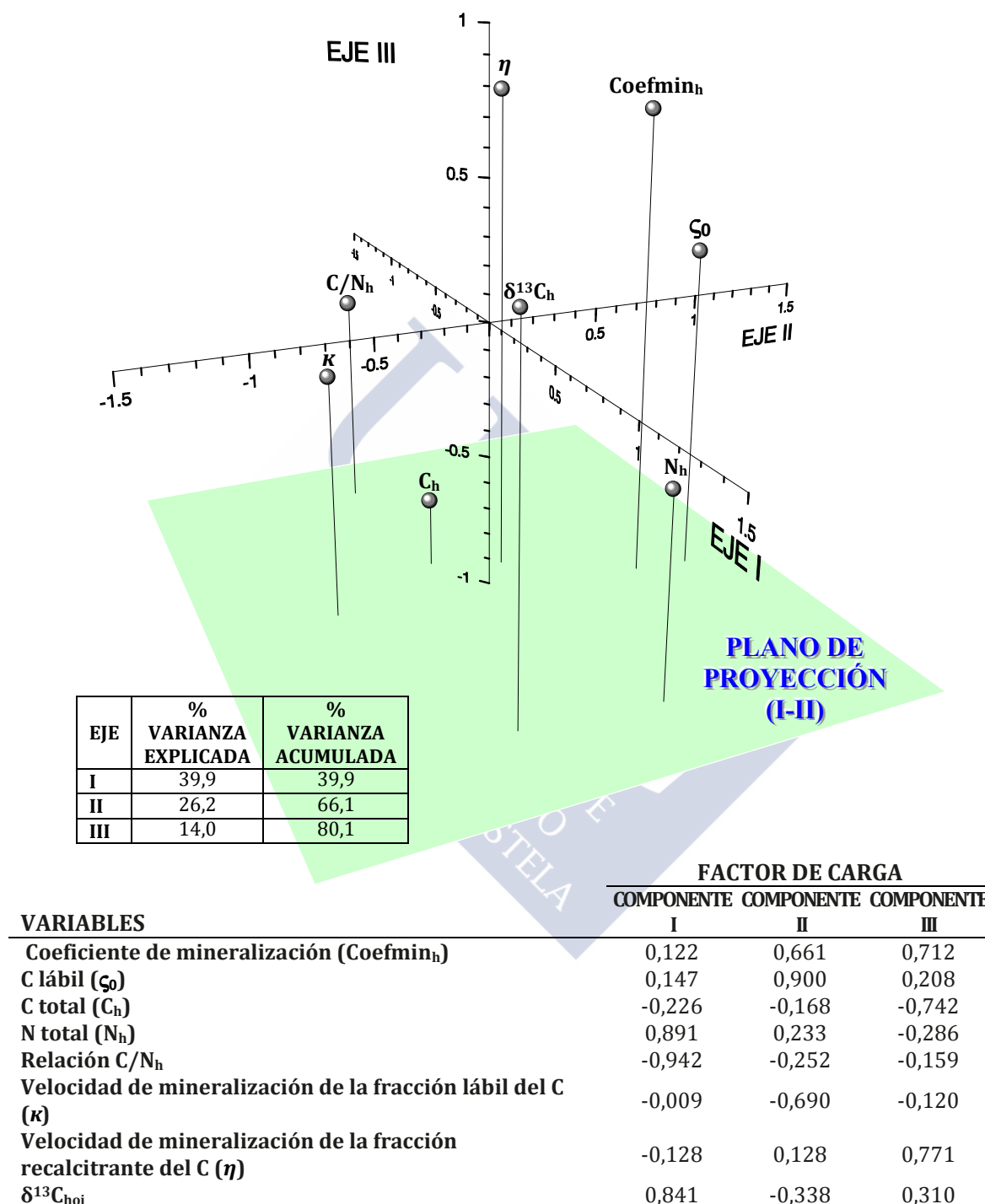
Por otro lado, una mayor abundancia en la fracción lábil de compuestos relativamente enriquecidos en  $^{13}\text{C}$  parece dar lugar a una más alta discriminación de este isótopo fundamentalmente en las primeras fases de descomposición. Así, en el caso de los ecosistemas de abedules, la mayor pérdida de  $^{13}\text{C}$  durante la biodegradación podría venir justificada por altos contenidos en sustancias muy lábiles ligeramente más enriquecidas en  $^{13}\text{C}$ , a pesar de presentar una hojarasca, en su conjunto, relativamente más empobrecida en este isótopo. Esta hipótesis parece sustentarse en el hecho de que la materia orgánica del material vegetal procedente de los ecosistemas de abedules no sólo presentó una mayor velocidad de mineralización de la fracción orgánica lábil sino que además pudo experimentar mostró un consumo preferente de ciertos compuestos muy fácilmente degradables y enriquecidos en  $^{13}\text{C}$ , que serían rápidamente utilizados durante las primeras semanas del proceso degradativo dando lugar a una mayor liberación de  $^{13}\text{C}\text{-CO}_2$  y con ello a una más alta discriminación isotópica. En el caso de la

fracción orgánica más recalcitrante su contenido vino determinado en parte por el tipo de especie forestal, siendo éste menor en la hojarasca procedente de los bosques de castaños y aunque su influencia sobre la biodegradabilidad de la hojarasca no parece ser tan definitoria como la ejercida por la fracción más lábil, su concentración y accesibilidad sí son importantes en los procesos implicados en la incorporación y tiempos de permanencia del C en el suelo.

De acuerdo con esto y teniendo en cuenta que las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> proceden mayoritariamente de la descomposición de compuestos relativamente lábiles presentes en los sustratos vegetales (Tuomi *et al.*, 2009) mientras que los más estables pasarán a formar parte del C edáfico con mayor probabilidad (Davidson y Janssens, 2006) dando lugar a los compuestos húmicos (Kanerva y Smolander, 2007; Prescott, 2010), se puede concluir que la mayor o menor bioestabilidad de la fracción lábil, con una notable influencia sobre la dinámica temporal de las transferencias de C que tienen lugar entre los distintos compartimentos de los ecosistemas forestales estudiados, tienen ciertos efectos no sólo sobre el ciclo del C edáfico sino también a una mayor escala sobre el ciclo del C global y por tanto debería de ser tenido en cuenta a la hora de evaluar la importancia de los bosques en las posibles estrategias de mitigación del cambio climático.

#### **4.1.3.3. Estudio estadístico de los efectos de la especie arbórea sobre los aportes vegetales**

Con el objetivo de clarificar cuáles son los principales factores implicados en el proceso de descomposición de la hojarasca procedente de los tres tipos de ecosistemas forestales estudiados, se aplicó un ACP a una matriz de 12 x 8 compuesta por las 12 parcelas estudiadas y 8 variables relacionadas con la composición química y con la mineralización potencial de los diferentes aportes vegetales. La distribución de las variables incluidas en el ACP aparecen representadas en la figura 52 junto con los factores de carga sobre los componentes I, II y III.



**Figura 52.** Distribución de las variables (representadas por símbolos esféricos) en el espacio definido por los tres primeros componentes del ACP aplicado a los diferentes parámetros de mineralización de la hojarasca de ecosistemas de robles, castaños y abedules junto con la proyección de esas variables (líneas verticales) sobre el plano definido por los ejes I y II. En la parte inferior se muestran los factores de carga sobre los componentes I, II y III.

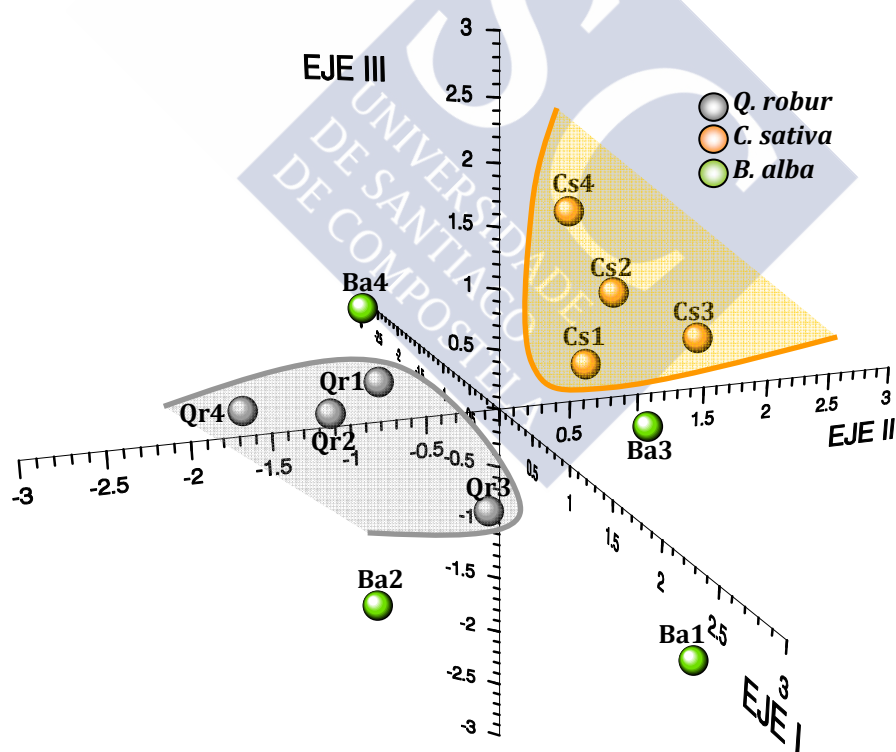
Los tres primeros componentes obtenidos con la aplicación de dicho ACP explicaron más del 80 % de la varianza total, correspondiendo una explicación del 40, 26 y 14 % de la misma a los componentes I, II y III al primer, respectivamente.

El componente I, que explicó cerca de la mitad de la varianza total, vino fundamentalmente determinado por variables relacionadas con la composición química e isotópica de los distintos tipos de hojarasca, contraponiéndose aquí la relación C/N al valor de  $\delta^{13}\text{C}$  y, por tanto, asociando una alta calidad del sustrato (más baja relación C/N) con un elevado contenido en  $^{13}\text{C}$ . Casi la otra mitad de la varianza total explicada (40 %) se repartió entre los componentes II y III, relacionados con parámetros bioquímicos y de biodegradabilidad del sustrato, asociando una mayor tasa de mineralización del C, variable que repartió su peso entre estos dos componentes, con un mayor contenido en C lábil de los restos vegetales y con una más alta accesibilidad de los microorganismos descomponedores a su fracción orgánica más recalcitrante ( $\eta$ ). Así, el componente II vino determinado por las características de la fracción orgánica más fácilmente degradable de los aportes vegetales estudiados, asociando en su parte positiva el contenido en C lábil con el coeficiente de mineralización, y contraponiéndolos a la velocidad de mineralización de dicha fracción orgánica lábil ( $\kappa$ ), en su parte negativa. Por último, el componente III, relacionado fundamentalmente con la biodegradabilidad de los distintos tipos de aportes vegetales, asoció altos coeficientes de mineralización del C con una mayor labilidad de la fracción orgánica recalcitrante ( $\eta$ ), contraponiéndolos al contenido en C total y sugiriendo que mayores concentraciones de C podrían estar asociadas a dificultades en la accesibilidad de la fracción más recalcitrante de la hojarasca por parte de los microorganismos.

En la figura 53 aparece representada la distribución de las parcelas en el espacio tridimensional definido por estos tres componentes. En ella se observa que existió una separación entre las mismas fundamentalmente en función del tipo de especie forestal. En el caso de los ecosistemas de robles, todos ellos se situaron en el cuadrante determinado por los semi-ejes I (parte positiva) y II (parte negativa) debido a sus más altos valores en  $\delta^{13}\text{C}$  y a sus menores contenidos en C lábil, así como a la presentación de tasas de descomposición más bajas que el resto de parcelas. Los ecosistemas de



castaños aparecieron, en cambio, claramente localizados en la parte positiva de los ejes II y III, separándose del resto de parcelas por sus mayores contenidos en C lábil y por exhibir una tasa de mineralización del C más alta, determinada esta última fundamentalmente por una mayor velocidad de descomposición de la fracción orgánica recalcitrante en comparación con los otros dos tipos de hojarascas estudiadas. Por otro lado, el mejor criterio para la separación de los ecosistemas de abedules fue establecido por el eje I, localizándose estas parcelas normalmente en la parte positiva del mismo por presentar, en general, una hojarasca con una relación C/N más alta y menores valores del  $\delta^{13}\text{C}$ , a excepción de uno de ellos que se separó de las demás fundamentalmente por sus menores contenidos en  $^{13}\text{C}$  atribuidos a un sotobosque ligeramente diferente al resto de abedulares.



**Figura 53.** Distribución de las diferentes parcelas correspondientes a los tres tipos de ecosistemas estudiados en el espacio tridimensional definido por los ejes I, II y III obtenidos del ACP.

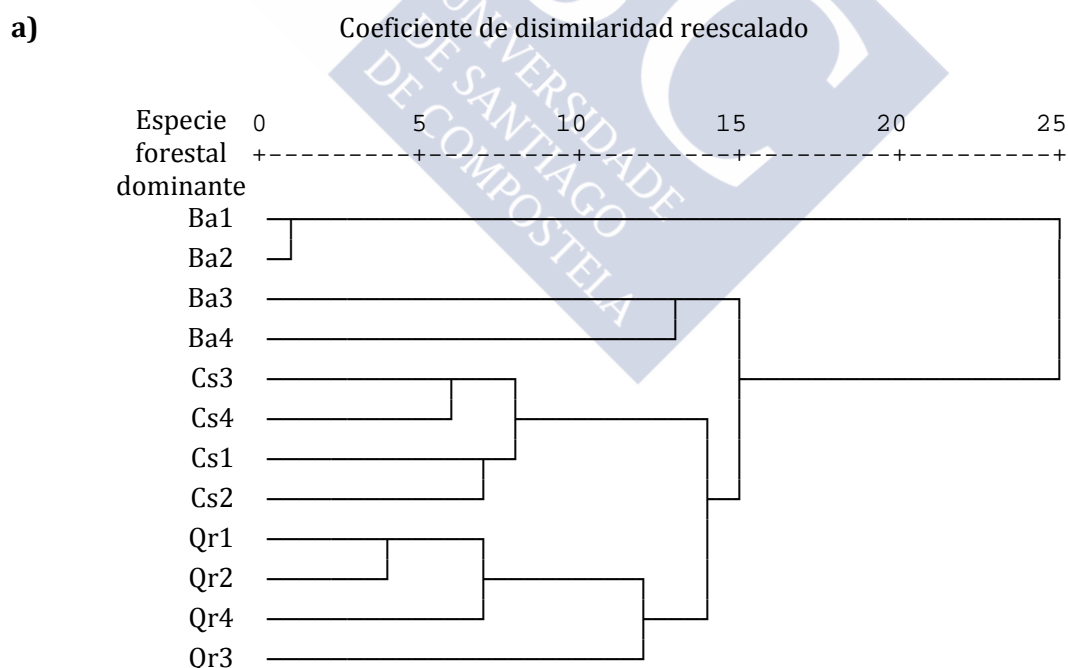
#### **4.1.4. BALANCE GLOBAL DEL CICLO DEL CARBONO EDÁFICO**

En este apartado, con el fin de obtener una visión lo más global posible del funcionamiento de los distintos ecosistemas gallegos de caducifolias, se consideraron conjuntamente los resultados de los distintos parámetros y procesos relacionados con el suelo y la hojarasca obtenidos tanto en los estudios de laboratorio como de campo. Para ello, se seleccionaron métodos estadísticos, tales como análisis de clasificación jerárquica o modelos de regresión múltiple, en los que los criterios de aplicación no implicaron restricciones en cuanto al número de variables a utilizar.

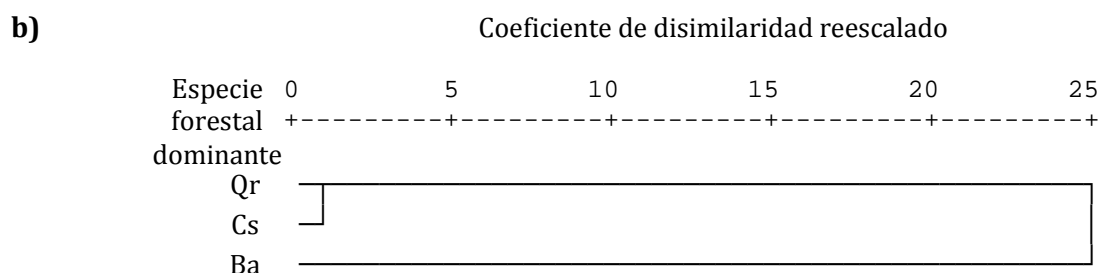
En primer lugar, se aplicó un análisis de clasificación jerárquica sobre las 12 parcelas correspondientes a los tres tipos de ecosistemas en el que se incluyeron un total de 85 variables entre las que se encontraban aquellas que describen las características generales del suelo, tales como las relacionadas con su composición granulométrica, el complejo de alteración o el complejo de cambio; las que definen el contenido y la composición de la materia orgánica, tanto del suelo como del material vegetal, incluyendo el valor de la relación C/N, las concentraciones en C y N y el contenido en  $^{13}\text{C}$ ; las variables relacionadas con la mineralización potencial de la materia orgánica, tales como los contenidos en C lábil y recalcitrante de suelos y hojarascas, así como sus velocidades y tasas de mineralización y finalmente los flujos edáficos de  $\text{CO}_2$  determinados *in situ* junto con variables ambientales, como la altitud a la que está situada cada una de las parcelas, las temperaturas medias tanto del aire como del suelo y las precipitaciones previas a las determinaciones de  $\text{CO}_2$  liberado.

Los dendrogramas de agrupación obtenidos (Fig. 54a y 54b) tras aplicar este tipo de análisis, tanto a la totalidad de los ecosistemas ( $n=12$ ) como a los valores medios para cada tipo de ecosistema ( $n=4$ ), separaron las parcelas de los distintos tipos de bosques estudiados ordenándolas en función de la especie forestal dominante. De esta forma, los ecosistemas forestales que más se diferenciaron del resto fueron los correspondientes a abedulares, distinguiéndose claramente dos grupos en los dos dendrogramas: uno formado por los bosques de abedules y otro por los de robles y castaños. En el primer dendrograma (Fig. 54a) obtenido considerando los valores correspondientes a todos

los ecosistemas estudiados (4 robledales + 4 castaños + 4 abedulares), además de cierta variabilidad entre las 12 parcelas estudiadas, se observó que los bosques de castaños se asemejaron más a los de robles que a los de abedules. Estos resultados se confirmaron en un nuevo análisis en el que se consideraron los valores medios para cada tipo de ecosistema, tal como puede verse en el segundo dendrograma de agrupación (Fig. 54b). En dicha figura, se observó que de nuevo los ecosistemas de abedules se separaron de los de robles y castaños, siendo los coeficientes de disimilitud, calculados como el cuadrado absoluto de la distancia Euclídea, entre las parcelas de bosques de abedules y las de castaños (182,7), y entre las de abedules y las de robles (139,9) mayores que los estimados entre las parcelas correspondientes a los bosques de robles y castaños (121,4). Parece por tanto confirmarse la existencia de mayores similitudes entre aquellos ecosistemas donde la especie forestal dominante es *C. sativa* o *Q. robur* que entre estos dos bosques y los abedulares.



**Figura 54a.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica a los datos relacionados con las características generales del suelo, con la composición de la material orgánica edáfica, con la mineralización potencial del C y la liberación de CO<sub>2</sub> medida en campo considerando la totalidad de las muestras recogidas.



**Figura 54b.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica a los datos relacionados con las características generales del suelo, con la composición de la material orgánica edáfica, con la mineralización potencial del C y la liberación de CO<sub>2</sub> medida en campo considerando los valores medios, tanto de suelo como de hojarasca procedente de los ecosistemas de robles, castaño y abedules.

Finalmente, con el propósito de encontrar el modelo que mejor defina la liberación edáfica de CO<sub>2</sub>, tanto potencial como estacional, se aplicaron diferentes modelos de regresión lineal múltiple utilizando como variables dependientes los diferentes índices de mineralización obtenidos mediante las experiencias respirométricas en el laboratorio y en el campo. Como variables independientes se consideraron, además de las anteriormente incluidas en los análisis multivariantes, aquellas relacionadas con las condiciones edafo-climáticas del periodo de estudio. A continuación se incluyen únicamente los modelos de regresión significativos que, con los más altos valores de tolerancia, explicaron los mayores porcentajes de varianza tanto para la mineralización potencial del C edáfico y de los restos vegetales procedentes de los distintos tipos de ecosistemas (en condiciones controladas de laboratorio) como para las variaciones estacionales de las emisiones edáficas del CO<sub>2</sub> determinadas *in situ* (i.e., en condiciones de campo).

En el caso de la mineralización potencial del C edáfico, cuando se consideró como variable dependiente el C total mineralizado durante la incubación (Tabla 24) los modelos que combinaron como variables predictoras la riqueza en C edáfico y el complejo de cambio del suelo mejoraron significativamente el modelo basado en el C del suelo como una única variable. De esta forma, el contenido en C total del suelo explicó, por sí solo, más del 50 % de la varianza, aumentando hasta más de un 75 % cuando se consideró conjuntamente con el complejo de intercambio catiónico. Cuando

se utilizó como variable dependiente la mineralización potencial expresada como porcentaje o coeficiente de mineralización, fue la velocidad de mineralización de la fracción más recalcitrante del C (*h*) la variable que explicó el mayor porcentaje de la varianza observada, superando, también en este caso, el 50 % de la varianza total. Este porcentaje aumentó hasta el 80 % cuando se incluyó el contenido en C lábil como segunda variable predictora.

**Tabla 24.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar la mineralización potencial del C edáfico del suelo de los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

Variable dependiente: C mineralizado				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
C	0,509	0,744	0,005	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,005				
C	0,758	0,673	0,002	0,980
C.I.C.e		0,503	0,008	0,980
Significación del modelo de regresión: 0,001				
Variable dependiente: coeficiente de mineralización				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
h	0,516	0,748	0,005	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,005				
h	0,801	1,179	0,00008	0,599
C <sub>0</sub>		0,680	0,004	0,599
Significación del modelo de regresión: 0,0003				

Estos resultados ponen de manifiesto que no sólo es la cantidad total de C del suelo la responsable de los flujos de C sino también su composición y labilidad. Así, en el modelo en el que se utilizó el coeficiente de mineralización como variable dependiente quedó patente que, en los suelos forestales gallegos donde el porcentaje de materia orgánica recalcitrante representa la mayor proporción de las reservas edáficas de C, además del contenido en C lábil, es la accesibilidad de la materia orgánica más recalcitrante la que dirige el proceso de mineralización del C edáfico.

Al igual que para el estudio específico del suelo, al utilizar los valores correspondientes a la biodegradación de la hojarasca perteneciente a los tres tipos de ecosistemas

forestales estudiados se obtuvieron una serie de modelos de regresión lineal capaces de explicar un alto porcentaje de la varianza asociada a los diferentes procesos implicados en el ciclo del C. Cuando la variable dependiente utilizada fue el C total mineralizado durante la incubación (Tabla 25) se obtuvieron dos modelos estadísticamente significativos que explicaron altos porcentajes de varianza, uno de ellos utilizando únicamente el contenido en C lábil como variable independiente (75 % de la varianza explicada) y un segundo modelo en el que se consideró el C/N junto con el C lábil (76 %), presentando ambas variables altos valores de tolerancia. Cuando la variable dependiente fue el coeficiente de mineralización del C de la hojarasca, también se obtuvieron dos modelos altamente explicativos, uno de ellos asociado de nuevo al contenido en C lábil, que explicó más del 73 % de la varianza, y un segundo modelo en el que las variables independientes utilizadas fueron el contenido en C lábil y la composición isotópica ( $^{13}\text{C}$ ), que explicaron aproximadamente el 75 % de la varianza. Estos modelos sugieren que el principal factor que regula la descomposición de la hojarasca y con ello su incorporación al suelo es la composición de los restos vegetales, la cual vino determinada por la especie forestal dominante propia de cada tipo de ecosistema.

**Tabla 25.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar la mineralización potencial del C del material vegetal procedente de los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

Variable dependiente: C mineralizado				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
Σ <sub>0</sub>	0,753	0,881	0,0002	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,0002				
Σ <sub>0</sub>	0,762	0,943	0,0002	0,882
C/N		0,181	0,277	0,882
Significación del modelo de regresión: 0,001				

Variable dependiente: coeficiente de mineralización				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
Σ <sub>0</sub>	0,737	0,872	0,002	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,0002				
Σ <sub>0</sub>	0,745	0,891	0,0003	0,988
δ <sup>13</sup> C		0,177	0,279	0,988
Significación del modelo de regresión: 0,001				

Cuando las variables analizadas fueron las relacionadas con los flujos de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera determinadas *in situ*, de nuevo se utilizaron dos índices diferentes para expresar la cantidad de CO<sub>2</sub> liberado. En los dos primeros modelos de regresión incluidos en la tabla 26a en los que se analizaron conjuntamente los valores correspondientes a las cuatro estaciones del año, se utilizó como variable dependiente los valores medios estacionales del CO<sub>2</sub> medido durante el periodo 2006-2010 en las 12 parcelas estudiadas, expresados como g de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Como variable predictora se consideró la temperatura edáfica media estacional para el primer modelo, con un 49 % de la varianza total explicada, y la temperatura y el contenido en C total del suelo para el segundo, con un porcentaje de varianza explicada de más del 52 %, todas ellas con un alto grado de significación y tolerancia. Posteriormente se ensayaron modelos estudiando separadamente las diferentes estaciones del año, incluyéndose en la tabla 26b únicamente aquellos que resultaron estadísticamente significativos. En este caso se consideró como variable dependiente el flujo edáfico de CO<sub>2</sub> expresado como un porcentaje del C total del suelo y como variables predictoras diferentes condiciones edafo-climáticas medidas en cada una de las estaciones del año. Para uno de los modelos, correspondiente a los valores medios de CO<sub>2</sub> obtenidos en primavera, la temperatura del suelo explicó por sí sola más del 40 % de la varianza total, mientras que en el otro modelo, en el que se consideraron los valores medios de CO<sub>2</sub> medidos en otoño, la mejor fue la combinación de la temperatura y humedad del suelo (lluvia acumulada durante los 7 días previos a la medida de CO<sub>2</sub>) como variables predictoras, alcanzando con ella un porcentaje de varianza explicada próximo al 60 % y poniendo de manifiesto que, para que tenga lugar una activa mineralización de la materia orgánica, además de una temperatura adecuada, es necesario un determinado contenido en agua en el suelo. Todo ello sugiere que, en condiciones reales de campo, los procesos implicados en la mineralización del C están regulados, además de por las características de la materia orgánica del suelo, por las condiciones edafo-climáticas que modulan o limitan la magnitud de estos procesos en la naturaleza.



**Tabla 26.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar los flujos edáficos estacionales de CO<sub>2</sub> a la atmósfera correspondientes a los ecosistemas de robles, castaños y abedules.

a)

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> estacional liberado en el campo

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
T <sup>a</sup> suelo estacional	0,493	0,710	<0,0001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,0001				
T <sup>a</sup> suelo estacional	0,524	0,748	<0,0001	0,965
C		0,206	0,050	0,965
Significación del modelo de regresión: <0,0001				

b)

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de primavera (expresado en %C)

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
T <sup>a</sup> suelo primavera	0,408	0,679	0,015	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,015				

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de otoño (expresado en %C)

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
T <sup>a</sup> suelo otoño	0,596	0,929	0,010	0,446
Lluvia acumulada otoño		1,224	0,002	0,446
Significación del modelo de regresión: 0,007				

De los resultados expuestos se puede deducir que los suelos de los ecosistemas gallegos en los que la especie forestal dominante corresponde a una de las tres especies caducifolias autóctonas más abundantes en Galicia (*Q. robur*, *C. sativa* o *B. alba*) presentaron características comunes en lo que respecta a su capacidad de captura y almacenamiento de C, ya que, aunque existe una gran variabilidad en el contenido en materia orgánica entre los 12 ecosistemas estudiados, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en los perfiles de C edáfico en función del tipo de especie dominante, siendo la composición y la labilidad de la materia orgánica los factores que, junto con las condiciones edafo-climáticas, determinaron en mayor medida los procesos de mineralización e incorporación del C al suelo. Sin embargo, a pesar de la existencia de algunas características comunes, los suelos de estos ecosistemas sí presentaron ciertas disimilitudes en los flujos de C edáfico que podrían asociarse fundamentalmente a la especie forestal dominante. Así, las diferencias encontradas en la distribución de los

diversos grupos funcionales de la materia orgánica entre los suelos estudiados parecen estar asociadas a la distinta composición de los aportes vegetales característicos de cada tipo de ecosistema, tal como se puso de manifiesto al comparar los valores obtenidos para el suelo con los de su hojarasca correspondiente, destacando la mayor proporción de compuestos considerados de mayor labilidad en los ecosistemas de robles y castaños frente a los de abedules. No obstante, a pesar de la importancia que puede tener la composición de la materia orgánica en la conservación de las reservas de C edáfico, es sin duda su labilidad la que determinará en buena parte el ciclo del C en el suelo. Una característica común a la materia orgánica de todos los suelos forestales gallegos es el gran predominio de C recalcitrante frente al que puede ser considerado como lábil, que se cumple en el caso de los tres tipos de ecosistemas de caducifolias que están siendo considerados, de lo cual se deduce la importancia que la fracción orgánica de menor labilidad tiene sobre la capacidad del suelo para retener C bajo formas estables no sólo en las condiciones climáticas actuales sino ante un futuro escenario de calentamiento global. Asumiendo estos resultados y en concordancia con los valores obtenidos al determinar el  $Q_{10}$  de la materia orgánica de los suelos de los diferentes ecosistemas, tanto en el campo como en el laboratorio, se puede deducir que los suelos de los ecosistemas de robledales, que mostraron las menores velocidades de mineralización de la fracción recalcitrante serán aquellos que presenten una mayor resiliencia frente a los posibles cambios térmicos, seguidos por los de los ecosistemas de castaños con una velocidad de mineralización de esta fracción ligeramente superior y finalmente por los de los abedules en los que tanto la materia orgánica lábil como la recalcitrante exhibieron velocidades de mineralización significativamente más altas que en los otros dos tipos de ecosistemas, señalando su materia orgánica edáfica como más vulnerable ante posibles cambios en las condiciones edafo-climáticas.

#### **4.2. COMPARACIÓN ENTRE EL CICLO DEL CARBONO EDÁFICO EN ECOSISTEMAS DE FRONDOSAS Y ECOSISTEMAS DE CONÍFERAS**

Con el fin de comparar el ciclo del C edáfico entre bosques de frondosas y bosques de perennifolias, se seleccionaron tres nuevos ecosistemas de *P. radiata* D. Don y tres de *P. pinaster* Ait. en los cuales también se llevaron a cabo determinaciones de la mineralización potencial del C así como un seguimiento del desprendimiento de CO<sub>2</sub> edáfico durante dos años.

Los ecosistemas de coníferas seleccionados para esta comparación pertenecen a repoblaciones forestales realizadas en los años 1992 y 1991 y aparecen descritos en un estudio previo que constituyó una Tesina de licenciatura (Carrasco, 2008). La primera de las repoblaciones, formada por pies de *P. radiata* y localizada en la provincia de Lugo, se realizó sobre un antiguo pastizal y la segunda sobre un suelo de monte anteriormente plantado con *P. pinaster*, situada en Ourense. Desarrollados sobre esquistos los primeros, y sobre roca granítica los segundos, los dos tipos de plantaciones se asientan sobre suelos del tipo Cambisol dístrico (F.A.O., 2006), de color pardo oscuro, ácidos en el caso de los correspondientes a las plantaciones de *P. radiata* y muy ácidos en las de *P. pinaster*, ambos con un importante contenido en materia orgánica y una baja disponibilidad de nutrientes.

Así, por tanto, la comparación se realizó considerando un total de cinco de ecosistemas forestales, tres de ellos correspondientes a caducifolias autóctonas, y cuyos resultados constituyen la primera parte de esta memoria, y dos de ellos correspondientes a perennifolias ampliamente utilizadas en las repoblaciones forestales gallegas. Los datos relativos a los suelos de los bosques de perennifolias aparecen reflejados en las tablas 27, 28, 29, 30, 31 y 32 donde se incluyeron las características edáficas generales, la composición de su materia orgánica, la dinámica de mineralización del C tanto del suelo como de la hojarasca y los valores de los flujos estacionales de CO<sub>2</sub> edáfico durante dos años que duró su monitorización.

**Tabla 27.** Características físico-químicas de los suelos correspondientes a las plantaciones de *P. radiata* y *P. pinaster* (n=3).

ESPECIE FORESTAL	pH		Análisis granulométrico (%)					Complejo de intercambio catiónico (cmol <sub>cl</sub> kg <sup>-1</sup> ss)					
	H <sub>2</sub> O	KCl	β	CC (g H <sub>2</sub> O kg <sup>-1</sup> ss)	Arena		Limo (20µm- 2µm)	Arcilla (<2µm)	Densidad (g cm <sup>-3</sup> )	Al <sup>3+</sup>	C.I.Ce	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (g 100g <sup>-1</sup> ss)	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (g 100g <sup>-1</sup> ss)
					Gruesa (2 mm- 0,2 mm)	Fina (0,2mm- 20µm)							
<i>P. radiata</i>													
Pr1	5,2±0,1	4,4±0,1	5,0±0,1	659,6	23	19	33	26	0,86	1,48±0,12	3,69±0,23	3,10±0,73	3,74±0,15
Pr2	5,2±0,1	4,5±0,1	5,3±0,1	686,0	17	31	32	20	0,95	1,17±0,08	3,28±0,12	3,46±0,30	5,35±0,18
Pr3	5,1±0,1	4,5±0,1	5,5±0,1	705,6	6	31	43	20	0,93	1,19±0,12	3,18±0,09	3,56±0,01	5,06±0,13
media±DE	5,2±0,1	4,5±0,0	5,3±0,2	683,8±23,	15±9	27±7	36±6	22±3	0,91±0,05	1,28±0,18	3,38±0,27	3,37±0,24	4,71±0,86
<i>P. pinaster</i>													
Pp1	4,1±0,1	3,9±0,1	5,3±0,1	266,7	54	27	9	10	0,98	2,66±0,30	4,06±0,14	0,86±0,4	0,70±0,01
Pp2	4,2±0,1	3,6±0,1	5,4±0,1	338,8	51	25	10	14	0,73	3,40±0,15	4,83±0,13	0,80±0,02	1,07±0,01
Pp3	4,3±0,1	3,6±0,1	5,5±0,1	392,5	42	28	14	16	0,76	4,12±0,20	5,39±0,17	0,92±0,01	1,07±0,00
media±DE	4,2±0,1	3,7±0,2	5,4±0,1	332,6±63,	49±6	27±2	11±3	13±3	0,82±0,14	3,39±0,73	4,76±0,67	0,86±0,06	0,95±0,21
Valores medios													
Perennifolias													
media±DE n=6	4,7±0,5	4,1±0,4	5,4±0,2	508,2±197,0	32±20	27±4	24±15	18±6	0,87±0,10	2,34±1,25	4,07±0,88	2,12±1,39	2,83±2,14
Caducifolias													
media±DE n=12	4,8±0,5	3,9±0,5	5,5±0,3	532,0±113,3	27±12	38±14	25±7	11±3	0,84±0,10	1,92±1,20	4,04±1,07	3,19±1,73	2,93±1,28

β: índice de amortización del suelo; C.C: capacidad de campo

**Tabla 28.** Distribución porcentual de los distintos grupos funcionales determinados mediante <sup>13</sup>C-CP/MAS-RMN por integración del espectro obtenido para los 5 cm superiores del suelo (a) y para el material vegetal (b) de las plantaciones de *P. radiata* y *P. pinaster*, junto con el porcentaje de aromaticidad de los suelos y el índice de polaridad tanto de suelos como de hojarasca.

a)

SUELO	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	A	IP
0-5cm	alifático	N-alquílico	O-alquílico	acetálico	aromático	fenólico	carbonílico				%	
	0-45 ppm	45-65 ppm	65-95 ppm	95-112 ppm	112-140 ppm	140-160 ppm	160-220 ppm					
<i>P. radiata</i>												
Pr1	5,1	5,8	11,9	10,9	27,3	14,3	24,7				55,3	1,1
Pr2	6,5	7,4	14,6	10,5	23,5	12,6	24,9				48,4	1,4
Pr3	6,0	7,3	15,0	11,9	23,3	13,0	23,5				47,4	1,4
media±DE	5,8±1,8	6,8±1,1	13,8±2,1	11,1±0,9	24,7±2,2	13,3±1,0	24,4±4,1				50,4±4,7	1,3±0,1
<i>P. pinaster</i>												
Pp1	17,3	11,1	19,7	10,4	19,2	9,4	12,9				32,9	1,2
Pp2	15,6	11,1	19,4	10,3	19,1	9,5	15,1				33,7	1,3
Pp3	14,9	10,8	19,8	10,4	21,8	10,3	12,2				36,6	1,1
media±DE	15,9±3,2	11,0±0,6	19,6±1,1	10,4±0,7	20,0±1,7	9,7±0,8	13,4±3,0				34,4±2,7	1,2±0,1
Valores medios												
<i>Perennifolias</i>												
media±DE	10,9±5,6	8,9±2,4	16,7±3,3	10,7±0,6	22,4±3,1	11,5±2,1	18,9±6,1				42,4±9,2	1,2±0,1
n=6												
<i>Caducifolias</i>												
media±DE	9,2±3,6	7,1±3,1	15,2±5,5	12,6±3,3	24,9±3,1	14,6±4,9	16,4±5,8				47,4±6,4	1,1±0,1
n=12												

A: porcentaje de aromaticidad; IP: Índice de Polaridad.

b)

HOJARASCA	C alifático 0-45 ppm	C N-alquílico 45-65 ppm	C O-alquílico 65-95 ppm	C acetático 95-112 ppm	C aromático 112-140 ppm	C fenólico 140-160 ppm	C carbonílico 160-220 ppm	IP	ID
<i>P. radiata</i>									
Pr1	10,9	11,0	21,9	12,1	18,6	9,2	16,3	1,6	0,5
Pr2	18,3	16,1	25,8	10,5	14,1	7,3	7,9	1,5	0,7
Pr3	17,5	13,5	13,4	8,4	19,4	11,4	16,4	1,1	1,3
media±DE	15,6±4,03	13,5±2,5	20,4±6,3	10,4±1,8	17,4±2,9	9,3±2,1	13,5±4,9	1,4±0,3	0,9±0,4
<i>P. pinaster</i>									
Pp1	18,5	15,0	33,0	11,2	10,3	6,3	5,7	1,9	0,6
Pp2	13,4	12,3	36,5	11,9	12,1	6,1	7,8	2,2	0,4
Pp3	15,4	13,0	36,6	12,2	9,8	5,8	7,1	2,2	0,4
media±DE	15,8±2,5	13,4±1,4	35,4±2,7	11,8±0,5	10,7±1,2	6,1±0,2	6,9±1,0	2,1±0,2	0,5±0,3
Valores medios									
Perennifolias media±DE n=6	15,7±3,0	13,5±1,8	27,9±9,2	11,1±1,4	14,1±4,1	7,7±2,2	10,2±4,8	1,7±0,4	0,7±0,3
Caducifolias media±DE n=12	18,0±1,7	12,3±2,2	36,0±7,1	9,5±1,6	11,5±1,9	6,1±1,5	6,8±2,7	1,8±0,3	0,5±0,2

IP: índice de polaridad; ID: relación C alifático / C O-alquílico

**Tabla 29.** Contenido en materia orgánica, índices de mineralización potencial y parámetros cinéticos correspondientes a los suelos (a) y a la hojarasca (b) de las plantaciones de *P. radiata* y *P. pinaster* tras incubar la capa superior de suelo (0-15 cm) y el material vegetal en el laboratorio durante 12 y 52 semanas, respectivamente, en condiciones controladas de humedad y temperatura, y después de ajustar los valores experimentales de C-CO<sub>2</sub> desprendido por uno y otro sustrato a la ecuación de primer orden del modelo cinético exponencial doble  $[C_t = C_0(1 - e^{-kt}) + (C_R)(1 - e^{-ht})]$  y  $[C_t = S_0(1 - e^{-kt}) + (S_R)(1 - e^{-ht})]$  propuesto por Andrén y Paustian (1987).

a)

SUELO 0-15 cm	Contenido en MO				Mineralización potencial		Parámetros cinéticos			
	C (g C kg <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )	N (g N kg <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )	C/N	δ <sup>13</sup> C (‰)	C mineralizado (g C kg <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )	Coefficiente de mineralización (%)	Valor estimado ± error asintótico estándar	C <sub>0</sub> (g C kg <sup>-1</sup> <sub>ss</sub> )	k (día <sup>-1</sup> )	R <sup>2</sup>
<i>P. radiata</i>										
Pr1	62,6±1,5	3,0±0,0	21	-26,4±0,2	1,33±0,03	2,12±0,05		0,33±0,02	0,15±0,03	1,95±0,06
Pr2	49,8±1,8	3,1±0,0	16	-26,6±0,0	1,62±0,03	3,25±0,05		0,44±0,03	0,14±0,02	2,90±0,09
Pr3	51,6±0,3	3,2±0,0	16	-26,8±0,1	1,75±0,06	3,39±0,02		0,61±0,05	0,09±0,01	2,68±0,02
media±DE	54,7±6,9	3,1±0,1	18±3	-26,6±0,2	1,57±0,22	2,92±0,69		0,46±0,14	0,13±0,03	2,51±0,50
<i>P. pinaster</i>										
Pp1	45,7±1,1	1,7±0,0	26	-26,7±0,0	1,04±0,10	2,27±0,11		0,11±0,01	0,29±0,06	2,49±0,03
Pp2	86,4±1,5	4,0±0,1	21	-26,8±0,0	1,01±0,13	1,17±0,16		0,16±0,01	0,23±0,03	1,17±0,02
Pp3	80,7±2,3	3,4±0,1	24	-26,9±0,0	1,51±0,09	1,87±0,23		0,23±0,01	0,19±0,03	1,92±0,03
media±DE	70,9±22,0	3,1±1,2	24±2	-26,8±0,1	1,19±0,28	1,77±0,56		0,17±0,06	0,23±0,05	1,86±0,66
Valores medios										
<i>Perennifolias</i>										
media±DE n=6	62,8±17,1	3,1±0,8	21±4	-26,7±0,2	1,38±0,31	2,35±0,85		0,31±0,19	0,18±0,07	2,19±0,63
<i>Caducifolias</i>										
media±DE n=12	67,2±16,1	4,9±1,2	14±2	-26,7±0,4	2,02±0,36	3,06±0,46		0,57±0,22	0,09±0,03	2,70±0,57

C<sub>0</sub>: cantidad de C lábil (g C kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub>); k: velocidad de mineralización instantánea de la fracción lábil (día<sup>-1</sup>); C<sub>R</sub>: cantidad de C recalcitrante C-Co (g C kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub>); h: velocidad de mineralización instantánea de la fracción recalcitrante (día<sup>-1</sup>); R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; DE: desviación estándar



b)

HOJARASCA	Contenido en MO			Mineralización potencial		Parámetros cinéticos				
				Media ± desviación estándar	Valor estimado ± error asintótico estándar					
ESPECIE FORESTAL	C (g C kg <sup>-1</sup> <sub>hs</sub> )	N (g N kg <sup>-1</sup> <sub>hs</sub> )	C/N	δ <sup>13</sup> C (‰)	C mineralizado (g C kg <sup>-1</sup> <sub>hs</sub> )	Coefficiente de mineralización (%)	ζ <sub>0</sub> (g C kg <sup>-1</sup> <sub>hs</sub> )	κ (día <sup>-1</sup> )	η x10 <sup>4</sup> (día <sup>-1</sup> )	R <sup>2</sup>
<i>P. radiata</i>										
Pr1	492,4±7,6	11,1±0,0	44	-29,3±0,0	81,44±4,95	16,54±1,01	46,80±1,21	0,04±0,00	2,37±0,12	0,998
Pr2	480,6±10,4	9,1±0,0	53	-29,2±0,1	73,55±1,00	15,30±0,21	31,00±0,79	0,05±0,00	2,90±0,09	0,998
Pr3	469,5±9,8	10,2±0,2	46	-29,7±0,0	67,73±1,55	14,42±0,33	35,98±1,27	0,04±0,00	2,26±0,13	0,996
media±DE	480,8±11,4	10,2±1,0	48±5	-29,4±0,2	74,24±6,59	15,42±1,07	37,92±8,08	0,04±0,01	2,51±0,34	
<i>P. pinaster</i>										
Pp1	518,4±3,8	7,2±0,2	72	-27,5±0,1	71,91±2,88	13,87±0,56	37,79±1,59	0,02±0,00	2,10±0,13	0,998
Pp2	525,8±1,1	7,2±0,1	74	-28,2±0,0	70,58±3,60	13,42±0,68	34,97±1,48	0,02±0,00	2,21±0,12	0,998
Pp3	487,7±5,4	7,7±0,3	64	-28,0±0,1	85,86±2,32	17,61±0,48	57,34±4,28	0,02±0,00	1,94±0,34	0,997
media±DE	510,6±20,2	7,4±0,3	70±5	-27,9±0,3	76,12±7,91	14,97±2,10	46,37±12,19	0,02±0,01	2,08±0,14	
Valores medios										
<i>Perennifolias</i>										
media±DE n=6	495,7±22,0	8,8±1,7	59±13	-28,7±0,9	75,18±6,98	15,19±1,62	40,65±9,71	0,03±0,01	2,30±0,33	
<i>Caducifolias</i>										
media±DE n=12	490,9±48,2	15,2±2,3	33±7	-28,8±0,6	130,29±19,19	26,81±4,98	82,39±16,83	0,02±0,01	3,62±0,77	

$\zeta_0$ : C de la fracción lábil;  $\kappa$ : velocidad de mineralización instantánea de la fracción lábil;  $\zeta_R$ : C de la fracción recalitrante (C- $\zeta_0$ );  $\eta$ : velocidad de mineralización instantánea de la fracción recalitrante;  $R^2$ : coeficiente de determinación;  $DE$ : desviación estándar

**Tabla 30.** Tiempos de semi-vida y tasas de renovación de la fracción lábil (*L*) y recalcitrante (*R*) de la materia orgánica edáfica (a) y la hojarasca (b) de las plantaciones de *P. radiata* y *P. pinaster* calculados de acuerdo con Patricio *et al.* (2012) como *tiempo de semi-vida* =  $0,696/k$  y  $0,693/\kappa$  y *tasa de renovación* =  $1/k$  y  $1/\kappa$  para la fracción lábil del suelo y la hojarasca, respectivamente, y *tiempo de semi-vida* =  $0,696/h$  y  $0,693/\eta$  y *tasa de renovación* =  $1/h$  y  $1/\eta$  para el suelo y la hojarasca de la fracción recalcitrante.

SUELO 0-15cm	Fracción lábil		Fracción recalcitrante	
ESPECIE FORESTAL	Semi-vida <i>L</i> (meses)	Tasa de renovación <i>R</i> (meses)	Semi-vida <i>L</i> (meses)	Tasa de renovación <i>R</i> (meses)
<i>P. radiata</i>				
Pr1	0,15	0,22	118,46	170,94
Pr2	0,17	0,24	79,66	114,94
Pr3	0,26	0,37	86,19	124,38
media±DE	0,19±0,06	0,28±0,08	94,77±20,77	136,75±29,98
<i>P. pinaster</i>				
Pp1	0,08	0,12	92,77	133,87
Pp2	0,10	0,15	197,44	284,90
Pp3	0,12	0,18	120,31	173,61
media±DE	0,10±0,02	0,15±0,03	136,84±54,26	197,46±78,29
Valores medios				
Perennifolias media±DE n=6	0,15±0,06	0,21±0,09	115,81±43,37	167,11±62,58
Caducifolias media±DE n=12	0,27±0,08	0,39±0,12	89,60±20,81	129,30±30,02
HOJARASCA				
<i>P. radiata</i>				
Pr1	0,66	0,95	97,30	140,41
Pr2	0,46	0,67	79,69	114,99
Pr3	0,62	0,90	102,40	147,76
media±DE	0,58±0,11	0,84±0,11	93,13±11,92	134,39±17,20
<i>P. pinaster</i>				
Pp1	0,96	1,39	109,91	158,59
Pp2	0,96	1,39	104,62	150,97
Pp3	1,44	2,08	119,13	171,91
media±DE	1,12±0,28	1,62±0,40	111,22±7,34	160,49±10,60
Valores medios				
Perennifolias media±DE n=6	0,85±0,35	1,23±0,51	102,18±13,29	147,44±19,17
Caducifolias media±DE n=12	0,99±0,20	1,43±0,29	66,17±13,11	95,32±19,02

**Tabla 31.** Registros edáficos (media±DE, n=24 medidas puntuales/parcela/estación) correspondientes a las determinaciones realizadas *in situ* durante las sucesivas estaciones del año comprendidas entre la primavera de 2008 y el invierno de 2009 en los ecosistemas de *P. radiata* y *P. pinaster* en el intervalo 2008-2009: a) emisiones edáficas de CO<sub>2</sub>, b) temperatura edáfica.

a)

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Emisiones edáficas de CO <sub>2</sub> (g CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )				
		PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	MEDIA ANUAL
<i>P. radiata</i>	Pr1	0,97±0,01	1,10±0,12	0,72±0,32	0,43±0,00	<b>0,86±0,28</b>
	Pr2	0,99±0,09	0,89±0,06	0,69±0,18	0,51±0,00	<b>0,81±0,20</b>
	Pr3	1,01±0,00	1,15±0,12	0,67±1,00	0,40±0,00	<b>0,87±0,30</b>
	media±DE	<b>0,99±0,05</b>	<b>1,05±0,15</b>	<b>0,69±0,17</b>	<b>0,45±0,06</b>	<b>0,84±0,25</b>
<i>P. pinaster</i>	Pp1	1,44±0,04	0,55±0,20	1,01±0,07	1,20±0,0	<b>1,03±0,38</b>
	Pp2	1,32±0,12	0,62±0,16	1,00±0,01	1,01±0,0	<b>0,99±0,30</b>
	Pp3	1,26±0,18	0,61±0,21	1,02±0,05	0,95±0,0	<b>0,96±0,29</b>
	media±DE	<b>1,34±0,13</b>	<b>0,59±0,15</b>	<b>1,01±0,04</b>	<b>1,06±0,13</b>	<b>0,99±0,31</b>
Valores medios						
Perennifolias						
	media±DE n=6	<b>1,16±0,21</b>	<b>0,82±0,28</b>	<b>0,85±0,20</b>	<b>0,75±0,40</b>	<b>0,92±0,29</b>
Caducifolias						
	media±DE n=12	<b>1,63±0,54</b>	<b>1,67±0,47</b>	<b>1,09±0,54</b>	<b>0,74±0,20</b>	<b>1,37±0,59</b>

b)

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	T° de suelo (° C) a los 10 cm de profundidad				
		PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	MEDIA ANUAL
<i>P. radiata</i>	Pr1	12,8±0,5	15,7±0,8	10,8±1,5	7,1±0,0	<b>12,2±3,1</b>
	Pr2	12,8±0,3	15,9±0,9	10,6±1,7	7,4±0,0	<b>12,3±3,2</b>
	Pr3	13,1±0,6	16,5±0,5	10,8±1,6	7,0±0,0	<b>12,5±3,5</b>
	media±DE	<b>12,9±0,4</b>	<b>16,0±0,6</b>	<b>10,7±1,2</b>	<b>7,2±0,2</b>	<b>12,4±3,1</b>
<i>P. pinaster</i>	Pp1	16,3±0,8	18,0±1,1	11,6±2,4	9,6±0,0	<b>14,5±3,7</b>
	Pp2	15,7±0,6	17,0±1,6	11,2±2,6	8,5±0,0	<b>13,8±3,6</b>
	Pp3	15,6±0,5	17,0±1,2	11,3±2,6	8,8±0,0	<b>13,8±3,5</b>
	media±DE	<b>15,9±0,6</b>	<b>17,3±1,2</b>	<b>11,4±2,0</b>	<b>9,0±0,5</b>	<b>14,0±3,4</b>
Valores medios						
Perennifolias						
	media±DE n=6	<b>14,4±1,6</b>	<b>16,7±1,1</b>	<b>11,1±1,6</b>	<b>8,1±1,1</b>	<b>13,2±3,3</b>
Caducifolias						
	media±DE n=12	<b>12,7±1,7</b>	<b>15,6±1,5</b>	<b>11,3±2,6</b>	<b>7,6±1,1</b>	<b>12,5±3,2</b>

**Tabla 32.** Datos pluviométricos relacionados con la humedad edáfica, estimada como la cantidad de lluvia caída acumulada durante los siete días anteriores a la medida de CO<sub>2</sub>.

ESPECIE FORESTAL	PARCELA	Humedad del suelo (mm)				
		[Lluvia registrada 7 días anteriores a la medida de CO <sub>2</sub> ]				
		PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	MEDIA ANUAL
<i>P. radiata</i>	Pr1	21,3±8,3	5,3±7,1	0,5±0,6	37,0±0,0	13,0±14,6
	Pr2	21,3±8,3	5,3±7,1	0,5±0,6	37,0±0,0	13,0±14,6
	Pr3	21,3±8,3	5,3±7,1	0,5±0,6	37,0±0,0	13,0±14,6
	media±DE	21,3±6,5	5,3±5,5	0,5±0,5	37,0±0,0	13,0±13,8
<i>P. pinaster</i>	Pp1	20,5±17,3	3,5±4,9	14,9±12,9	0,0±0,0	11,1±12,5
	Pp2	20,5±17,3	3,5±4,9	14,9±12,9	0,0±0,0	11,1±12,5
	Pp3	20,5±17,3	3,5±4,9	14,9±12,9	0,0±0,0	11,1±12,5
	media±DE	20,5±13,4	3,5±3,8	14,9±10,0	0,0±0,0	11,1±11,8
Valores medios						
Perennifolias						
	media±DE n=6	4,4±4,6	20,9±10,1	7,7±10,1	18,5±20,3	12,0±12,7
Caducifolias						
	media±DE n=12	4,4±4,7	18,5±14,0	18,1±20,2	13,4±19,6	13,5±16,0

#### 4.2.1. RESERVAS DE CARBONO EN EL MEDIO EDÁFICO

Tras la aplicación de diversos análisis de varianza (ANOVA), considerando como un grupo todos los ecosistemas de caducifolias estudiados en la primera parte de esta investigación (12 parcelas: 4 robledales, 4 castañares y 4 abedulares) y como otro grupo, el formado por las plantaciones de perennifolias (6 parcelas: 3 constituidas por *P. radiata* y 3 por *P. pinaster*), a pesar de la variabilidad existente dentro de cada uno de los grupos (caducifolias o perennifolias) asociada al tipo de especie, se pusieron de manifiesto diferencias significativas entre los bosques de frondosas y coníferas en función de determinadas características generales del suelo, de la composición de su materia orgánica y de la dinámica de mineralización del C edáfico. Entre las más destacables se encuentran los contenidos medios en algunos cationes del complejo de cambio del suelo, como fueron el Mg<sup>2+</sup> y el K<sup>+</sup>, significativamente menores (ANOVA;  $P \leq 0,01$ ) en los suelos bajo bosques de coníferas (0,16 y 0,20 cmol kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub> para Mg<sup>2+</sup> y K<sup>+</sup>, respectivamente) comparados con los de frondosas (0,58 cmol de Mg<sup>2+</sup> y 0,40 cmol de K<sup>+</sup> kg<sup>-1</sup><sub>ss</sub>), o los contenidos medios en Na<sup>+</sup>, significativamente más altos (ANOVA;

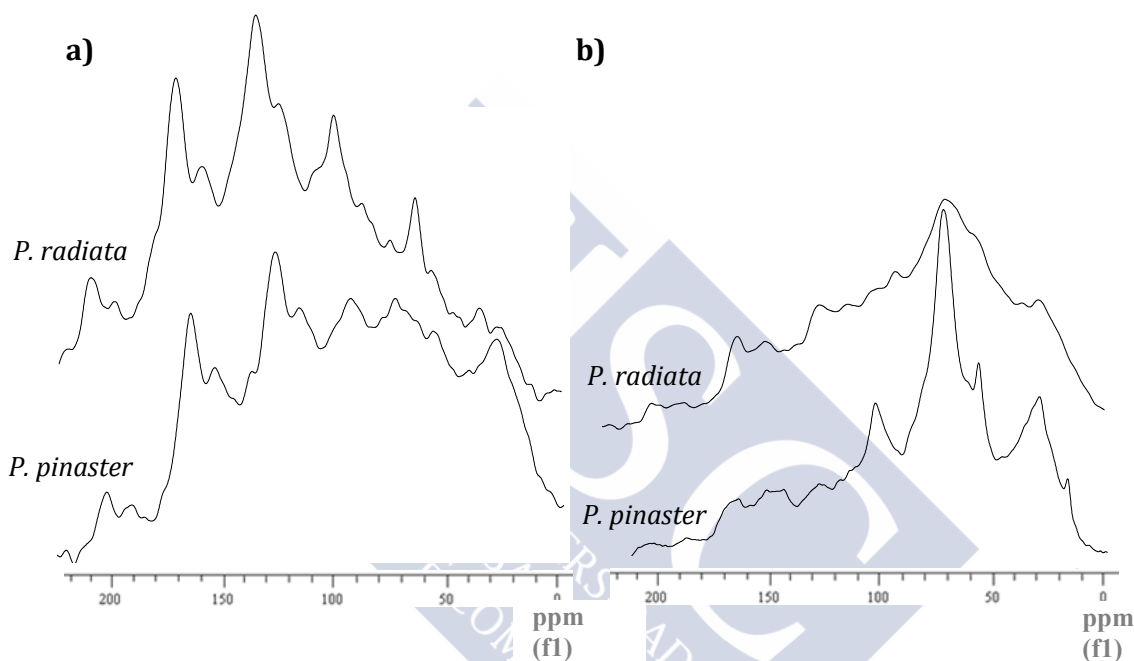
$P \leq 0,001$ ) en los suelos correspondientes a las plantaciones de coníferas, con valores medios de 0,84 cmol frente a los 0,30 cmol  $\text{kg}^{-1}_{\text{ss}}$  de los suelos bajo bosques de caducifolias.

Las concentraciones de C fueron, en general, muy similares tanto entre los suelos bajo los dos tipos de ecosistemas (valores medios para los primeros 15 cm de suelo de 63 y 67 g C  $\text{kg}^{-1}_{\text{ss}}$  para bosques de perennifolias y caducifolias, respectivamente) como entre los dos tipos de hojarasca (valores medios de 496 y 491 g C  $\text{kg}^{-1}_{\text{hs}}$  en los aportes procedentes de bosques de perennifolias y caducifolias, respectivamente; Tabla 29a). Sin embargo, el contenido en N de los suelos y del material vegetal procedente de las plantaciones de coníferas fue significativamente menor que el encontrado en los bosques de frondosas (ANOVA;  $P \leq 0,005$ ), con valores medios para los primeros de 3 y 9 g de N para el suelo y la hojarasca, frente a los 5 y 15 g de N para los suelos y el material vegetal procedente de los ecosistemas de caducifolias (Tabla 29b), diferencias consideradas habituales (Pastor *et al.* 1984; Berg y McMclaugherty, 2008) cuando se comparan estos dos grandes grupos botánicos con distintas estrategias adaptativas a los cambios estacionales. Como consecuencia de las similares concentraciones de C frente a los diferentes contenidos en N, la relación C/N exhibió valores muy distintos en función del tipo de ecosistema considerado (Tabla 29a). De tal forma que, los suelos bajo las plantaciones de coníferas presentaron una relación C/N mayor, sugiriendo una materia orgánica menos humificada que la de los suelos bajo bosques de frondosas. Así, el valor medio de C/N de los suelos bajo pinares fue de 21, significativamente más alto que el valor medio de 14 presentado por los suelos bajo frondosas (ANOVA;  $P \leq 0,0001$ ). En el caso del material vegetal dicha relación C/N estuvo en concordancia con lo encontrado para el suelo, de tal forma que la hojarasca procedente de los bosques de coníferas alcanzó un valor medios de 59 (Tabla 29b), significativamente mayor que el promedio de 33 presentado por el material vegetal correspondiente a los ecosistemas de frondosas (ANOVA;  $P \leq 0,0001$ ), lo que apunta a una menor calidad para la hojarasca de coníferas comparada con la de caducifolias.

#### **4.2.2. COMPOSICIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA**

Los análisis de resonancia magnética nuclear en estado sólido ( $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-NMR) aplicados a los suelos y hojarasca pertenecientes a las plantaciones de perennifolias (Fig. 55) mostraron, en el caso de los suelos, una materia orgánica con un amplio predominio de átomos de C doblemente unidos a oxígeno y a otros átomos de C pertenecientes a estructuras tales como grupos funcionales correspondientes al C aromático, fenólico y carbonílico (Tabla 28a), superando la suma de estos tres grupos el 52 % de la totalidad del espectro en valor medio y similares a los resultados ya obtenidos para suelos de ecosistemas forestales de la misma región (Fernández *et al.*, 2012a,b). En el caso del material vegetal el grupo funcional correspondiente a los C O-alquílicos fue el más abundante (Tabla 28b), representando por sí solo en promedio un 28 % de la totalidad del espectro. Así, a pesar de que se observaron diferencias en la composición de la materia orgánica de suelos y hojarasca en función de la especie, tanto en el caso de los bosques con especies caducifolias como en las plantaciones de coníferas, si comparamos los resultados medios de la composición de la materia orgánica edáfica o del material vegetal procedentes de ambos tipos de ecosistemas, se deduce que, aunque se observaron grandes similitudes entre ellos, se pueden señalar algunas diferencias, sobre todo en lo relacionado con la distinta proporción de determinados grupos funcionales, que fueron más acusadas en la hojarasca que en el suelo. De esta forma, en la materia orgánica de los suelos bajo frondosas los porcentajes medios de los grupos constituidos por C aromático, fenólico y acetálico fueron significativamente mayores que los de coníferas (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ), representando la suma media de estos compuestos más de un 52 % de la totalidad del espectro en ecosistemas de caducifolias frente al 45 % en los suelos correspondientes a ecosistemas de coníferas, mientras que en estos últimos suelos, los compuestos con C alifático, carbonílico, N-alquílico y O-alquílicos fueron más abundantes (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ), llegando a superar el 55 % de la totalidad del espectro frente al 48 % en los suelos bajo caducifolias. En el caso de la hojarasca procedente de las plantaciones de los dos tipos de pino ésta presentó una menor proporción C alifático y O-alquílico (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,02$ ) que la encontrada para los distintos tipos de bosques de caducifolias, con porcentajes

respecto a la totalidad del espectro del 44 % frente al 54 % en caducifolias, mientras que los grupos de C *N*-alquílico, acetálico, aromático, fenólico y carbonílico fueron significativamente más abundantes (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ) en el material vegetal perteneciente a los bosques de perennifolias al compararlos con caducifolias, sumando sus porcentajes más del 56 % en perennifolias frente al 46 % en caducifolias.



**Figura 55.** Espectros obtenidos tras los análisis de  $^{13}\text{C}$ -CP/MAS-RMN de las muestras de suelo (a) y hojarasca (b) de los bosques de coníferas estudiados.

Por tanto, las mayores diferencias encontradas en cuanto a la composición química de la materia orgánica de los suelos bajo bosques de perennifolias y caducifolias fueron las relacionadas con la distinta proporción entre los compuestos considerados como lábiles o recalcitrantes, ya que en el caso de las especies caducifolias la suma de los dos grupos considerados como más recalcitrantes (aromáticos y fenólicos) alcanzó el 40 % de la totalidad del espectro frente al 34 % en los suelos de coníferas, diferencias que fueron estadísticamente significativas (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ). Al comparar los valores medios del porcentaje de aromaticidad de la materia orgánica de los suelos correspondientes a bosques de coníferas (42 %) y de caducifolias (47 %) se observó que presentaron entre ellos diferencias estadísticamente significativas (test  $\chi^2$ ,  $P \leq 0,001$ ) y que fueron de



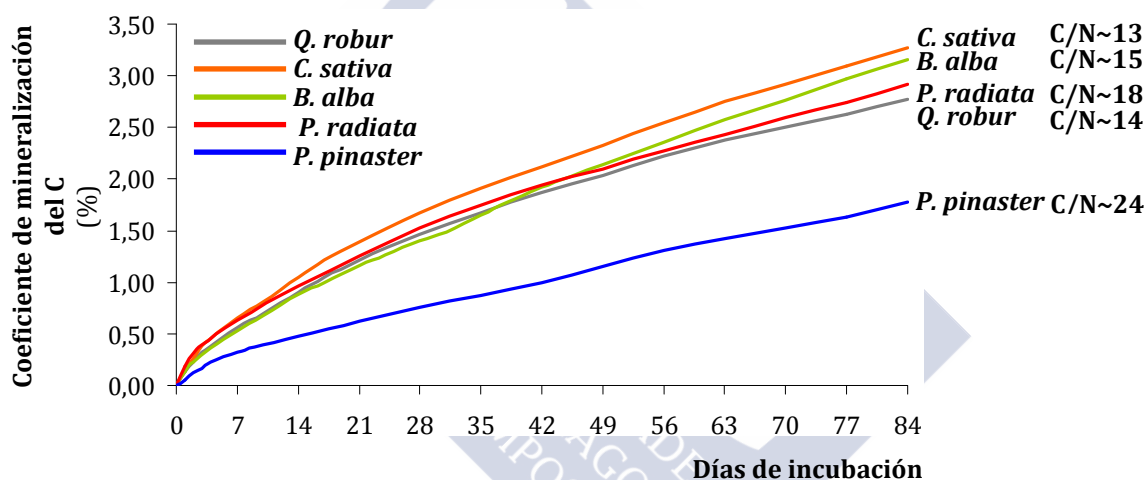
magnitudes semejantes a las encontradas por algunos autores en suelos forestales de otras regiones geográficas (Kavdir *et al.*, 2005; González-Pérez *et al.*, 2007). Así, al considerar este porcentaje como un índice de humificación, tal como sugieren algunos autores (Dai *et al.*, 2001; Kavdir *et al.*, 2005), se puso de manifiesto que la materia orgánica edáfica bajo caducifolias presentó un más alto grado de humificación, hecho que concuerda con su menor relación C/N (C/N=14), que la correspondiente a los suelos bajo plantaciones de perennifolias, con un C/N mucho más alto (C/N=21), concordante con el más bajo nivel de humificación de su materia orgánica. En cuanto al grado de hidrofobicidad, representado por el índice de polaridad, no se observaron diferencias significativas entre los valores medios estimados tanto para suelos como para hojarasca entre ecosistemas de frondosas y coníferas.

Respecto a la composición isotópica (relación  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ), al igual que lo que ocurría con caducifolias, tanto la materia orgánica de la capa de los 15 cm superiores del suelo como de la hojarasca de ambos bosques de coníferas (Tabla 29) presentó valores de abundancia natural en  $^{13}\text{C}$  dentro del rango propio de los ecosistemas con vegetación  $\text{C}_3$  (O'Leary 1995; Fernandez *et al.* 2005; Cabaneiro *et al.* 2009). Al determinar el contenido en  $^{13}\text{C}$  de la hojarasca se encontró que la correspondiente a cada especie mostró una signatura isotópica característica, que en valores medios alcanzó -29,4 ‰ en el caso de *P. radiata* y -27,9 ‰ en *P. pinaster* ( $P \leq 0,001$ ). Estas diferencias desaparecieron prácticamente al comparar los suelos de ambos tipos de pinares, que presentaron valores de -26,6 o -26,8 ‰ para los suelos de plantaciones con *P. radiata* o *P. pinaster* como especie forestal dominante. Cuando se compararon los datos de  $\delta^{13}\text{C}$  tanto del material vegetal como del suelo de los bosques de coníferas con los de frondosas se observó una abundancia en  $^{13}\text{C}$  muy similar, con valores medios de -28,7 y -28,8 ‰ para la hojarasca de perennifolias y caducifolias, respectivamente, y un idéntico contenido medio en  $^{13}\text{C}$  de -26,7 ‰ para la capa correspondiente a los 15 cm superiores del suelo desarrollado bajo cada uno de estos dos grupos botánicos (Tabla 29).

### 4.2.3. DINÁMICA DE MINERALIZACIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA

#### 4.2.3.1. Mineralización potencial del carbono del suelo

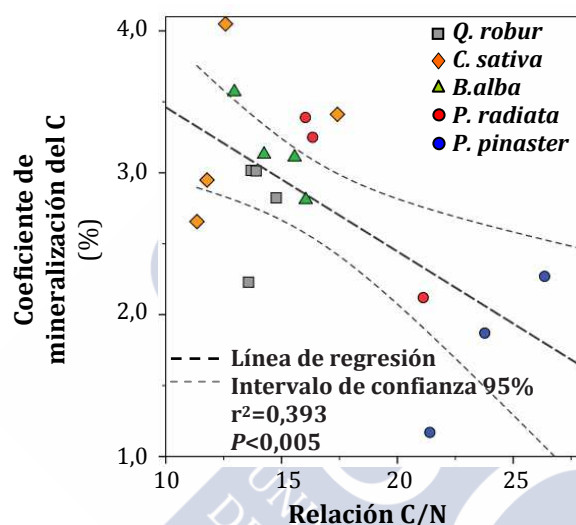
Con el fin de comparar la dinámica de mineralización de la materia orgánica de los distintos tipos de ecosistemas estudiados, los valores medios de mineralización del C obtenidos mediante la incubación en condiciones controladas de los suelos pertenecientes a las dos plantaciones de coníferas se representaron junto a los cuantificados para los suelos de los tres tipos de ecosistemas de frondosas descritos en la primera parte de esta memoria (Fig. 56).



**Figura 56.** Valores medios acumulados del coeficiente de mineralización del C correspondientes a la capa superior (0-15 cm) de los suelos procedentes de los ecosistemas de coníferas (n=3) y frondosas (n=4).

En este caso, únicamente se utilizó como índice de actividad de la materia orgánica el coeficiente de mineralización, dado que es el que permite una más adecuada comparación entre suelos con distinto contenido en C. Por tanto, en la figura 56 aparece representado el coeficiente de mineralización promedio para cada tipo de ecosistema (i.e., los correspondientes a los bosques de *Q. robur*, *C. sativa* y *B. alba* junto a los de *P. radiata* y *P. pinaster*). En dicha figura se observa que, en general, la actividad mineralizadora ordenó los distintos ecosistemas en función de la relación C/N de sus suelos, siendo la materia orgánica más activa la correspondiente a los suelos bajo bosques de castaños, mientras que los valores más bajos de este índice de

mineralización fueron los presentados por los suelos correspondientes a las plantaciones de pino marítimo, que se diferenciaron significativamente del resto de los ecosistemas estudiados (ANOVA;  $P \leq 0,03$ ), presentando el coeficiente de mineralización al final de la incubación y el C/N una correlación negativa estadísticamente significativa ( $r = -0,627$ ;  $P \leq 0,005$ ; Fig. 57).



**Figura 57.** Correlación entre el coeficiente de mineralización del C y la relación C/N de los suelos de los ecosistemas de coníferas y frondosas estudiados.

Al considerar en su conjunto los ecosistemas de perennifolias frente a los de caducifolias y comparar sus coeficientes de mineralización (Tabla 29), se encontró que el valor medio correspondiente a los suelos bajo pinares fue significativamente inferior (ANOVA;  $P \leq 0,002$ ) al exhibido por el colectivo de suelos bajo caducifolias (con tasas medias de mineralización del C de 2,4 % y 3,1 % para los suelos bajo coníferas y frondosas, respectivamente), sugiriendo por tanto una mayor actividad y una más rápida renovación de la materia orgánica de los suelos pertenecientes a los bosques de frondosas.

Otros autores que también encontraron tasas de mineralización del C más altas en los suelos bajo bosques de caducifolias al compararlos con los de coníferas lo atribuyeron, además de a una menor biodegradabilidad de las raíces finas del horizonte orgánico característica de estos últimos (Finér *et al.*, 1997), al mayor contenido en lignina y

menores concentraciones en N que presenta la hojarasca de perennifolias, esto es, la relación C/N o calidad del materia vegetal (Pastor *et al.*, 1987; Rey y Jarvis, 2006). Esta hojarasca que se va incorporando al horizonte mineral del suelo, más difícilmente degradable o de más baja calidad en los bosques de coníferas que en los de frondosas, tal como ya apuntaron otros autores (Côte *et al.*, 2000), podría ser una de las causas de la menor actividad mineralizadora encontrada en los suelos bajo este tipo de formaciones forestales. Así, en el presente estudio, aunque la cantidad de materia orgánica es similar en los suelos bajo ambos tipos de formaciones arbóreas, la distinta relación C/N encontrada tanto en la hojarasca como en los suelos pudo condicionar las diferentes tasas de mineralización observadas. Por tanto, aquellos ecosistemas con una hojarasca de mejor calidad (como es el caso de los ecosistemas de caducifolias), es decir con una relación C/N más baja, presentaron también una materia orgánica edáfica con una relación C/N menor y como consecuencia con mayores tasas de mineralización.

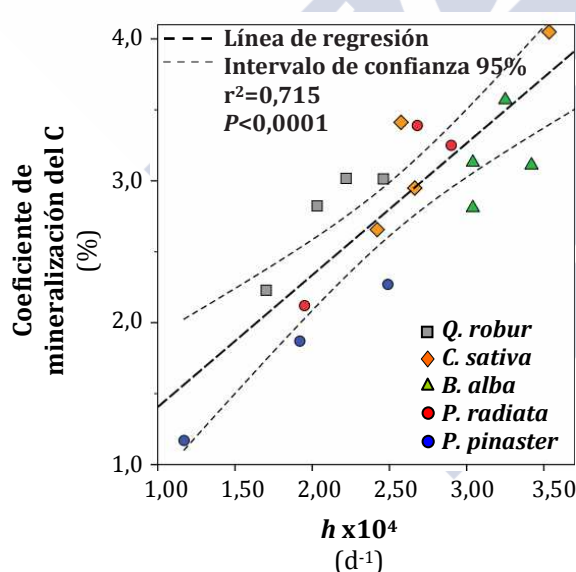
En concordancia con la menor tasa de mineralización media encontrada para la materia orgánica de los suelos de bosques de especies perennifolias, se observaron diferencias significativas (ANOVA;  $P \leq 0,02$ ) en la concentración de C lábil entre coníferas (con promedio de  $0,31 \text{ g C kg}^{-1}_{ss}$ ) y frondosas (con una media de  $0,57 \text{ g C kg}^{-1}_{ss}$ ), poniéndose de manifiesto su clara relación con la tasa de mineralización potencial del C mediante la correlación positiva estadísticamente significativa hallada entre ambos parámetros ( $r = +0,827$ ;  $P \leq 0,04$ ), los cuales coinciden con los señalados por otros autores para ecosistemas similares (Fernández *et al.*, 2006a, 2012b; Cabaneiro *et al.*, 2008). Por el contrario, la velocidad de mineralización de esta fracción fue significativamente más alta en los suelos bajo bosques de coníferas al compararla con los de caducifolias (ANOVA;  $P \leq 0,002$ ), con valores medios de  $0,18$  frente a  $0,09 \text{ d}^{-1}$ , respectivamente, destacando de nuevo los suelos correspondientes a las plantaciones de *P. pinaster* por presentar velocidades de mineralización de la materia orgánica lábil significativamente más altas que las del resto de los suelos forestales estudiados (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ).

Se encontraron también correlaciones negativas estadísticamente significativas entre el contenido en C lábil y el C/N tanto del material vegetal ( $r=-0,842$ ;  $P\leq 0,04$ ) como del suelo ( $r=-0,902$ ;  $P\leq 0,01$ ), lo que pone de manifiesto la estrecha relación entre la composición de los restos vegetales y la labilidad de la materia orgánica edáfica.

Por otra parte, al analizar el comportamiento del C lábil en función de las distintas características del suelo se encontró que la velocidad de mineralización de esta fracción orgánica estuvo negativamente correlacionada con el contenido en  $Al_2O_3$  ( $r=-0,664$ ;  $P\leq 0,03$ ), cuyo valor medio fue significativamente menor en los suelos bajo pino marítimo que en el resto de suelos (ANOVA;  $P\leq 0,04$ ). Todo esto pone nuevamente de manifiesto la influencia que la presencia de formas amorfas de Al en el suelo tiene sobre la biodegradabilidad de los compuestos carbonados más lábiles y su interconexión con el pH edáfico, corroborando, una vez más, los resultados encontrados en el estudio de la dinámica de mineralización del C de los suelos bajo ecosistemas de frondosas.

La fracción más recalcitrante de la materia orgánica, siempre mucho más abundante en este tipo de suelos, mostró contenidos muy similares en las dos categorías de bosques estudiadas, (Tabla 29) con valores medios de 63 y 67 g C en los suelos bajo coníferas y frondosas, respectivamente. Por otra parte, la degradabilidad de esta fracción presentó para ambos ecosistemas velocidades medias relativamente cercanas ( $2,2 \times 10^{-4} \text{ d}^{-1}$  en los suelos bajo pinos y  $2,7 \times 10^{-4} \text{ d}^{-1}$  en los de caducifolias) aunque, de nuevo, se observó un comportamiento diferente entre las dos especies de coníferas. Así, y al igual que lo observado con la fracción orgánica más lábil, la materia orgánica de los suelos bajo las plantaciones de *P. radiata* presentó una velocidad de mineralización de la fracción más recalcitrante muy similar a la encontrada para los ecosistemas de caducifolias, mientras que las parcelas donde la especie dominante es *P. pinaster* fueron las que exhibieron velocidades de mineralización de la fracción recalcitrante significativamente inferiores a las alcanzadas por los suelos bajo bosques de castaños y abedules (ANOVA;  $P\leq 0,02$ ) y más próximas a las de los suelos bajo robledales. Así, la velocidad de mineralización de esta fracción fue la que determinó que el coeficiente de mineralización fuese menor en los bosques de coníferas, existiendo una correlación positiva entre la labilidad de esta

fracción del C y la tasa de mineralización tanto al considerar la totalidad de los ecosistemas ( $r=+0,846$ ;  $P\leq 0,0001$ ; Fig. 58) como en el caso de los suelos bajo coníferas ( $r=+0,939$ ;  $P\leq 0,006$ ) o caducifolias ( $r=+0,748$ ;  $P\leq 0,005$ ) por separado, que demuestra la importancia que tiene la bio-accesibilidad de la fracción más estable de la materia orgánica y su influencia sobre la capacidad potencial de mineralización del C edáfico, fundamentalmente en los suelos donde esta es la fracción. El dispar comportamiento de los suelos bajo ambas especies de coníferas respecto a la labilidad de su materia orgánica podría estar asociado no sólo a las diferencias entre los dos tipos de pinos, sino también a que en Galicia el *P. radiata*, especie de más reciente implantación, se cultiva de forma habitual en terrenos tradicionalmente utilizados para usos agrícolas, mientras que la segunda de ellas, *P. pinaster*, mucho más frugal, suele ocupar zonas de montaña, en general, menos fértiles.



**Figura 58.** Correlación entre el coeficiente de mineralización del C y la velocidad instantánea de mineralización de la fracción orgánica recalcitrante de los suelos de los ecosistemas de coníferas y frondosas estudiados.

Con el fin de obtener un posible modelo que defina el comportamiento de la mineralización potencial del C edáfico en los ecosistemas de perennifolias, al igual que se procedió en los bosques de frondosas se aplicaron modelos de regresión lineal múltiple utilizando como variables dependientes los dos índices de mineralización

obtenidos en las experiencias respirométricas llevadas a cabo en el laboratorio y como variables independientes las relacionadas con las características generales del suelo, las que definen la materia orgánica edáfica y los parámetros asociados a la dinámica de mineralización del C, mostrándose a continuación los modelos que resultaron estadísticamente significativos y que permitieron explicar, con mayores valores de tolerancia, los más altos porcentajes de varianza (Tabla 33).

Cuando se consideró como variable dependiente la cantidad total de C mineralizado durante el periodo de incubación, el modelo que mayor porcentaje de varianza explicó fue el que consideró como variable independiente el contenido en C lábil del suelo que, con un alto grado de significación, explicó más del 70 % de la varianza total. Al utilizar como variable dependiente la mineralización potencial de la materia orgánica expresada como coeficiente de mineralización, fue la velocidad de mineralización de la fracción más recalcitrante del C (*h*) la que explicó el mayor porcentaje de la varianza observada (>80 %), alcanzando casi el 100 % de la varianza total cuando se incluyó el contenido en C lábil como segunda variable predictora.

**Tabla 33.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar la mineralización potencial del C edáfico de los ecosistemas de pinos.

Variable dependiente: C mineralizado				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
C <sub>0</sub>	0,735	0,888	0,018	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,018				

Variable dependiente: coeficiente de mineralización				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
h	0,852	0,939	0,006	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,006				
h	0,995	0,692	0,0004	0,655
C <sub>0</sub>		0,420	0,002	0,655
Significación del modelo de regresión: 0,0002				

A diferencia de lo que ocurría para los bosques de caducifolias, estos resultados sugieren que en los suelos bajo las plantaciones de pinos, más que el contenido total en



C, es la accesibilidad biológica de su materia orgánica la principal responsable de los flujos de C edáfico.

En resumen, los suelos bajo bosques de perennifolias parecen exhibir una más alta capacidad potencial de retención de C que los suelos desarrollados bajo especies caducifolias asociada a los bajos contenidos en C lábil y sobre todo a la alta resistencia a la biodegradación de la fracción más recalcitrante de la materia orgánica, fundamentalmente en los suelos bajo pino marítimo donde la velocidad de mineralización de esta fracción fue la más baja al compararla con la misma fracción orgánica del resto de los suelos. Dentro de los ecosistemas de frondosas hay que destacar la alta capacidad de retención de C que presentan los suelos bajo robledales, relacionada fundamentalmente con la mayor estabilidad de su materia orgánica edáfica, tanto de la fracción lábil como de la más recalcitrante, ya que ambas presentaron menores velocidades de mineralización, excepto en el caso de los suelos bajo pino marítimo, que las estimadas para las mismas fracciones orgánicas en los suelos bajo castaños, abedules o el pino insignie.

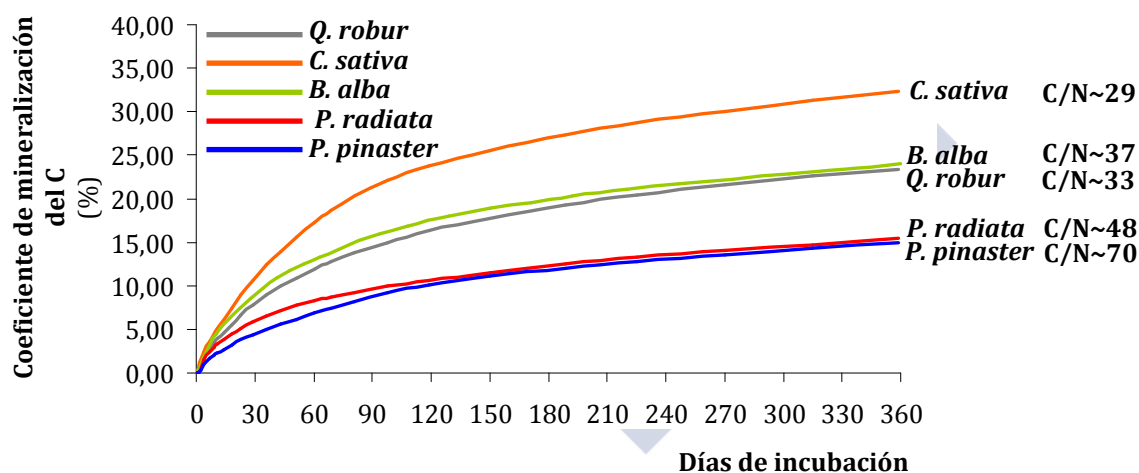
#### **4.2.3.2. Biodegradabilidad y tiempo de semi-vida de los aportes vegetales**

Para estudiar la biodegradabilidad del material vegetal procedente de las plantaciones de pino seleccionadas y comparar de manera global su comportamiento con el de los aportes correspondientes a los ecosistemas de especies caducifolias, al igual que se procedió con los bosques estudiados en la primera parte de esta investigación, se llevaron a cabo en el laboratorio incubaciones de un año de duración bajo condiciones controladas de temperatura y humedad de la hojarasca correspondiente a las plantaciones de *P. radiata* y *P. pinaster*.

Al comparar la dinámica de mineralización del C de la hojarasca procedente de los ecosistemas de frondosas y perennifolias se observó la existencia de un patrón de descomposición similar entre ellas, tal como ocurría al comparar la mineralización de sus correspondientes suelos. Así, los menores coeficientes de mineralización se dieron en la hojarasca procedente de los bosques de coníferas, con tasas medias de

descomposición del 15 %, significativamente inferiores (ANOVA;  $P \leq 0,0001$ ) a las encontradas en la hojarasca procedente de frondosas (con un promedio del 27 %), ordenándose, en general, en función de la relación C/N y presentando ambas variables una correlación negativa estadísticamente significativa ( $r = -0,764$ ;  $P \leq 0,0001$ ).

Tal como se observa en la figura 59, la descomposición del material vegetal procedente de los ecosistemas de castaños fue la más activa, diferenciándose significativamente de los otros tipos de hojarasca (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ), seguida de la de abedulares y robledales que constituyeron un segundo grupo. Por el contrario, las menores tasas de descomposición fueron las exhibidas por la hojarasca procedente de los bosques de pinos que, a diferencia de lo que aconteció en sus correspondientes suelos, en este caso formaron un único grupo que se distinguió claramente del resto de los ecosistemas estudiados por su menor biodegradabilidad (Tabla 29b).



**Figura 59.** Valores medios acumulados del coeficiente de mineralización del C correspondientes a la hojarasca procedente de los ecosistemas de coníferas ( $n=3$ ) y frondosas ( $n=4$ ).

Los bajos coeficientes de mineralización del C presentados por la hojarasca procedente de ambos bosques de coníferas se asociaron, por un lado, con contenidos en C lábil significativamente menores (ANOVA;  $P \leq 0,0001$ ) a los encontrados en el material vegetal procedente de los ecosistemas de frondosas (con valores medios de 41 g de C frente a los 82 g de C, respectivamente) y por otro, con una menor accesibilidad a la fracción orgánica más resistente a la biodegradación, tal como indican las menores

velocidades de mineralización de la fracción más estable presente en el material vegetal procedente de coníferas, cuyo valor medio ( $2,3 \cdot 10^{-4} \text{ día}^{-1}$ ) fue significativamente más bajo (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ) que el observado en la hojarasca correspondiente a los ecosistemas de caducifolias ( $3,6 \cdot 10^{-4} \text{ día}^{-1}$ ). Estas diferencias se reflejaron en las correlaciones estadísticamente significativas encontradas entre el coeficiente de mineralización y el contenido en C lábil de la hojarasca ( $r = +0,937$ ;  $P \leq 0,0001$ ) y entre dicho coeficiente y la velocidad de mineralización de la fracción más estable de la materia orgánica ( $r = +0,817$ ;  $P \leq 0,0001$ ), ambas con signo positivo. A diferencia de lo que ocurría en la dinámica de mineralización de la materia orgánica edáfica, las dos plantaciones de pino estudiadas no mostraron diferencias significativas entre ellas en cuanto a los contenidos y labilidades de las distintas fracciones pertenecientes a la materia orgánica que integra los restos vegetales que componen el mantillo.

De todos los resultados expuestos anteriormente puede deducirse que, a pesar de que existen algunas diferencias significativas en cuanto a la composición química e isotópica de la hojarasca procedente de los dos tipos de coníferas estudiadas, ambas presentaron patrones de descomposición muy similares que se tradujeron en tiempos de permanencia y vida media en el suelo que únicamente se diferenciaron en la fracción más lábil, siendo muy semejantes para la fracción más recalcitrante (Tabla 30b). Si se comparan estos valores con los obtenidos para la hojarasca procedente de los ecosistemas de caducifolias se observó que, en general, las tasas de renovación de su hojarasca fueron más altas para estos últimos, sobre en relación a su fracción más recalcitrante. Se encontraron comportamientos muy similares cuando se analizaron los patrones de mineralización de la materia orgánica edáfica para cada uno de los ecosistemas forestales estudiados, encontrándose de nuevo que, en general, al comparar los valores medios, fueron los suelos bajo bosques de caducifolias los que mostraron tasas de renovación más altas de la materia orgánica edáfica, con menores tiempos de vida media, fundamentalmente en lo que se refiere a la fracción orgánica más recalcitrante (Tabla 30a).

Del mismo modo que se procedió con los suelos, y para tratar de explicar, en este caso, el comportamiento de la biodegradación de la hojarasca procedente de los ecosistemas

de perennifolias, se ensayaron diversos modelos de regresión lineal múltiple en los que se consideraron como variables dependientes los dos índices de mineralización obtenidos en el laboratorio y las características de los restos vegetales correspondientes a los bosques de ambos tipos de pino como variables independientes, obteniéndose una serie de modelos que explicaron un alto porcentaje de varianza y que se incluyen en la tabla 34. Tanto en el caso en el que se utilizó como variable dependiente la cantidad total de C mineralizado durante la incubación o el coeficiente de mineralización del C, se obtuvieron modelos que explicaron un alto porcentaje de la varianza usando como variable predictora el contenido en C lábil, sugiriendo que el principal factor que parece estar regulando la descomposición de la hojarasca en estos bosques de coníferas es el contenido en C lábil de sus restos vegetales.

**Tabla 34.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar la mineralización potencial del C del material vegetal procedente de los ecosistemas de pinos.

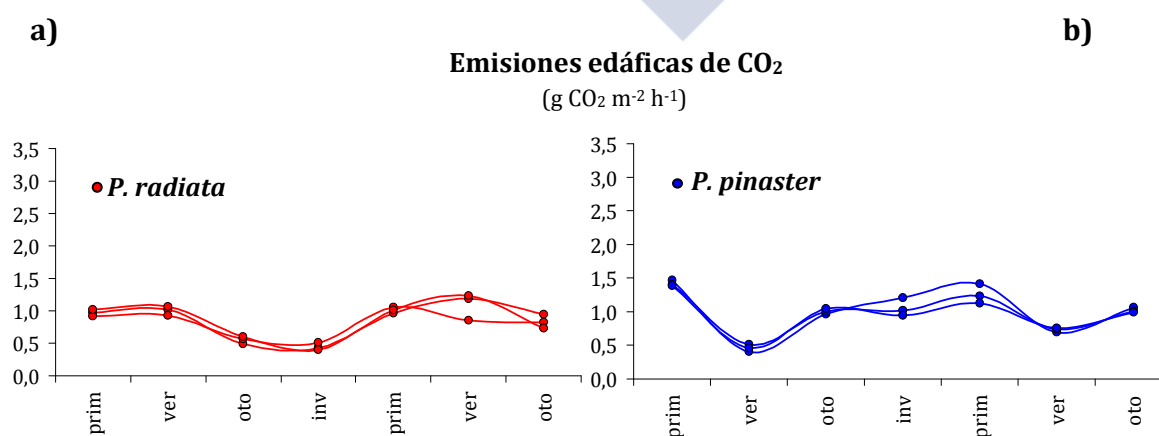
<b>Variable dependiente: C mineralizado</b>				
<b>Variables independientes</b>	<b>R<sup>2</sup> corregido</b>	<b>Beta estandarizado</b>	<b>Significación</b>	<b>Tolerancia</b>
$\zeta_0$	0,748	0,894	0,016	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,016				
<b>Variable dependiente: Coeficiente de mineralización</b>				
<b>Variables independientes</b>	<b>R<sup>2</sup> corregido</b>	<b>Beta estandarizado</b>	<b>Significación</b>	<b>Tolerancia</b>
$\zeta_0$	0,602	0,826	0,043	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,043				

#### 4.2.3.3. Monitorización estacional de los flujos de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera

Para el estudio comparativo de las emisiones del CO<sub>2</sub> liberado por los suelos bajo caducifolias y perennifolias se llevaron a cabo con una periodicidad estacional (primavera, verano, otoño, invierno) y durante dos años (2008-2009) mediciones *in situ* en las parcelas de las plantaciones de *P. radiata* y *P. pinaster* siguiendo el mismo diseño utilizado para su seguimiento en los bosques de caducifolias. Los resultados obtenidos se muestran en las tablas 31 y 32, donde se recogen las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub>, la temperatura del suelo determinada en el momento de la medida y un parámetro

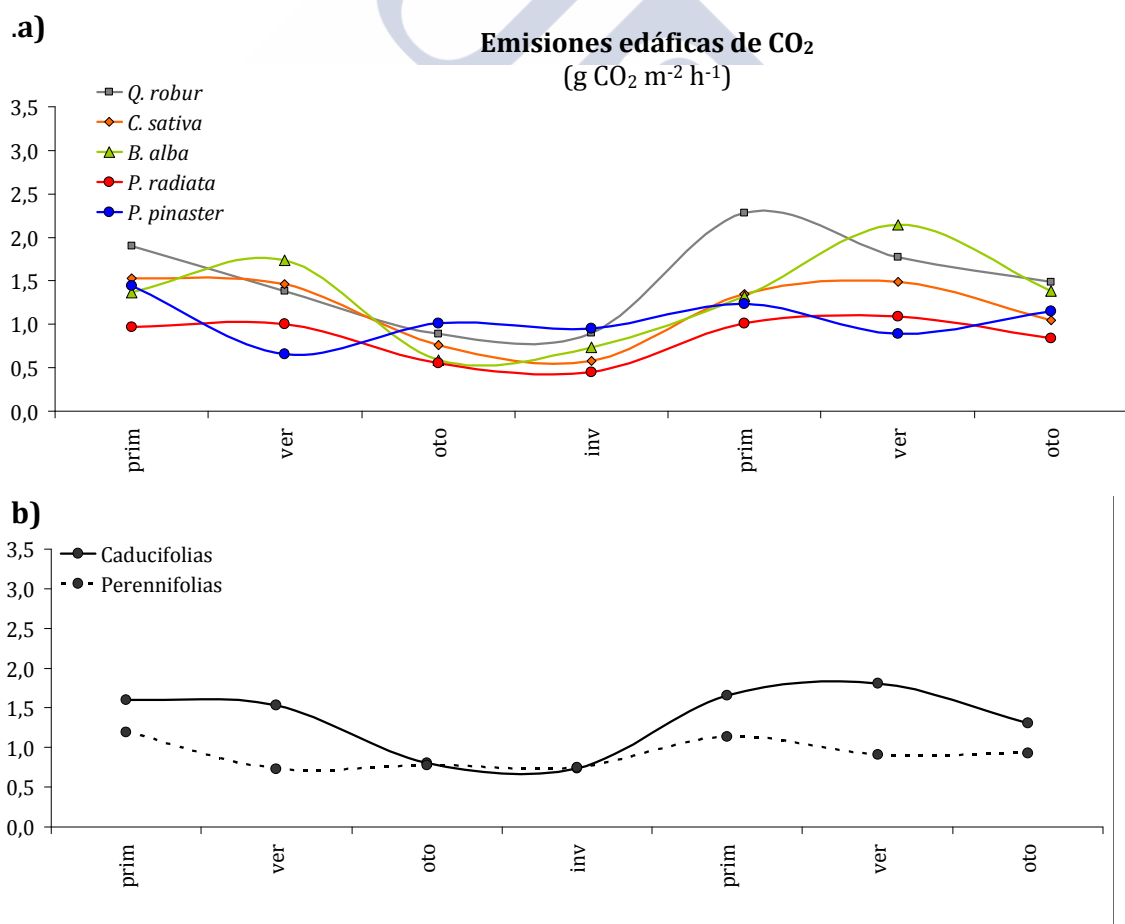
pluviométrico relacionado con la humedad o la cantidad de agua presente en el suelo (calculado como la lluvia acumulada de los siete días anteriores a la medida de CO<sub>2</sub>), así como en las figuras 60 y 61.

En la figura 60 aparecen representados los valores de CO<sub>2</sub> liberado por los suelos desarrollados bajo los bosques de *P. radiata* y *P. pinaster*. En ella puede observarse la existencia de variaciones estacionales a lo largo de los dos años de estudio, estadísticamente significativas tanto para los suelos bajo *P. radiata* como para los de *P. pinaster*. Los valores medios máximos se encontraron en primavera (1,16 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup>) y los mínimos en invierno (0,75 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup>), coincidiendo con el patrón de comportamiento observado en los suelos bajo bosques de caducifolias incluidos en la primera parte de esta memoria. Sin embargo, al analizar los resultados de las dos especies de coníferas por separado, se observaron comportamientos ligeramente diferentes. Así, mientras que los valores máximos coincidieron para ambas especies en la estación de primavera, no fue así para los valores mínimos, ya que en los suelos bajo pino marítimo las menores liberaciones de CO<sub>2</sub> tuvieron lugar durante el verano, a pesar de la elevada temperatura edáfica, y no en invierno como sucedió en los suelos bajo *P. radiata*. Este hecho estuvo sin duda ligado a los bajos niveles de humedad presentados por los suelos pertenecientes a los ecosistemas de *P. pinaster*, que durante el verano de 2008 y 2009 sufrieron un marcado déficit hídrico (79 y 127 mm frente a los 115 y 147 mm recogidos en las parcelas de *P. radiata* para el periodo estival de los años 2008 y 2009, respectivamente).



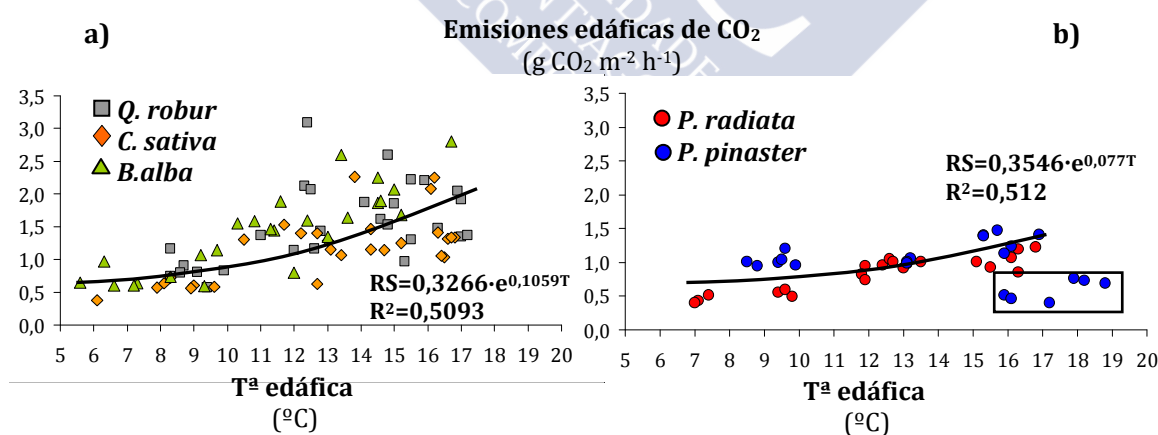
**Figura 60.** Variación estacional de los flujos edáfico de CO<sub>2</sub> para las plantaciones de *P. radiata* (a) y *P. pinaster* (b) durante el periodo de estudio (2008-2009). Cada una de las determinaciones corresponde al valor medio de 24 medidas puntuales por parcela.

Cuando se compararon los valores promedios del CO<sub>2</sub> liberado por los suelos bajo bosques de coníferas y frondosas (Fig. 61a y 61b), se observó que, al igual que ocurría con el coeficiente de mineralización potencial de C determinado en el laboratorio, las mayores tasas de respiración *in situ* fueron las encontradas en los ecosistemas de caducifolias (ANOVA;  $P \leq 0,001$ ), con valores medios de 1,37 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> (frente a los 0,92 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> en los ecosistemas de perennifolias), siendo también los ecosistemas de especies caducifolias los que presentaron las mayores variaciones estacionales en los flujos de CO<sub>2</sub> edáfico, con una fuerte dependencia de los mismos frente a la temperatura del suelo, hecho que también encontraron otros autores que realizaron estudios análogos bajo especies similares (Curiel-Yuste *et al.*, 2004).



**Figura 61.** Emisiones medias de CO<sub>2</sub> determinadas *in situ* de los suelos correspondientes a los 5 tipos de ecosistemas, n=5 (a) valores promedio referidas al conjunto de bosques con especies perennifolias o caducifolias, n=2 (b) durante el periodo de estudio (2008-2009).

Esta relación entre la tasa de respiración *in situ* y la temperatura edáfica, que se puso claramente de manifiesto al considerar los ecosistemas de frondosas y que puede ser explicada por una ecuación exponencial (Fig. 62a), no mostró resultados concluyentes en el caso de los bosques de coníferas, ya que para estos suelos no se encontró ningún modelo o ecuación que explicase dicha relación de manera significativa, aunque sí parece claro que por debajo de un determinado límite de humedad la liberación edáfica de CO<sub>2</sub> se ve manifiestamente ralentizada, tal como se señaló anteriormente. Además, teniendo en cuenta las relaciones observadas entre estos parámetros en la primera parte de esta investigación, es probable que esto sea causado por una alteración de las relaciones entre estas variables como consecuencia de un régimen hídrico limitante, ya que una mayor sequía estival pudo inhibir la mineralización de la materia orgánica durante los periodos más cálidos, hecho que desvirtuaría la relación entre la respiración edáfica y la temperatura. Esta hipótesis parece confirmarse al eliminar los valores correspondientes al verano de 2008 y 2009 y obtener así una ecuación significativa que explica dicha relación para los bosques de coníferas (Fig.62b).



**Figura 62.** Representación gráfica de la relación estadísticamente significativa entre las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> determinadas en el campo y la temperatura media en el momento de la medida de los suelos correspondientes a los ecosistemas de caducifolias (a) y las plantaciones de perennifolias (b), en estas últimas expresando dicha relación al eliminar los valores relativos a las emisiones de CO<sub>2</sub> durante los veranos de 2008 y 2009 (recuadro), con temperaturas edáficas superiores a 16 °C y carencia de lluvias.



Finalmente, en términos generales, y a pesar de las diferencias esperables en cuanto a la cantidad, composición y ritmo de aportes de los restos vegetales al suelo, las diferencias en las tasas de renovación y tiempos de vida media del C edáfico en función de la especie arbórea dominante favorecen que ambos tipos de ecosistemas (caducifolios y perennifolios) actúen como reservorios de C muy semejantes bajo las condiciones climáticas actuales. Sin embargo, los resultados obtenidos en los estudios de  $Q_{10}$ , tanto en condiciones de laboratorio (con promedios de  $Q_{10}=2,8$  para caducifolias y  $Q_{10}=2,4$  perennifolias) como de campo (con un promedio de  $Q_{10}=3,1$  para caducifolias y  $Q_{10}=1,6$  para perennifolias) hacen pensar que podrían esperarse cierta diferenciación si el cambio global modifica sustancialmente los regímenes de temperatura y/o humedad, dada la mayor fragilidad que parece presentar la materia orgánica edáfica de los ecosistemas de caducifolias frente a los cambios térmicos.

Por último, con el objetivo de encontrar un posible modelo que defina satisfactoriamente el comportamiento del ciclo del C edáfico bajo condiciones de campo en los ecosistemas de coníferas estudiados y que permita explicar las diferencias observadas en cuanto a la liberación estacional del  $CO_2$  edáfico de los dos tipos de bosques de pino, se llevaron a cabo una serie de modelos de regresión lineal múltiple utilizando para ello las variables relacionadas con los flujos de  $CO_2$  en la interfase suelo-atmósfera determinados *in situ* así como las diferentes condiciones edafo-climáticas medidas en cada una de las estaciones del año. En la tabla 35 se recogen aquellos modelos que, con altos niveles de significación, explicaron los mayores porcentajes de varianza.

Cuando se analizaron conjuntamente los datos correspondientes a las ocho determinaciones estacionales realizadas durante el bienio 2008-2009 utilizando como variable dependiente los valores medios estacionales del  $CO_2$  medido durante dicho periodo de estudio, expresado como  $g$  de  $CO_2$   $m^{-2} h^{-1}$ , y como variables predictoras el contenido total en C del suelo y la temperatura edáfica estacional, los modelos

obtenidos, a diferencia de lo observado para los bosques de caducifolias, no resultaron ser estadísticamente significativos (Tabla 35a). Esta falta de significación no sólo pone de manifiesto que, en este tipo de ecosistemas no es el contenido total en C el principal factor determinante a la hora de explicar las variaciones intra-anales en la cantidad de CO<sub>2</sub> liberado por el suelo de los bosques de perennifolias, sino también que la influencia de la temperatura sobre los flujos edáficos de CO<sub>2</sub> en el campo no parece tan evidente como la observada para los suelos de los bosques de caducifolias.

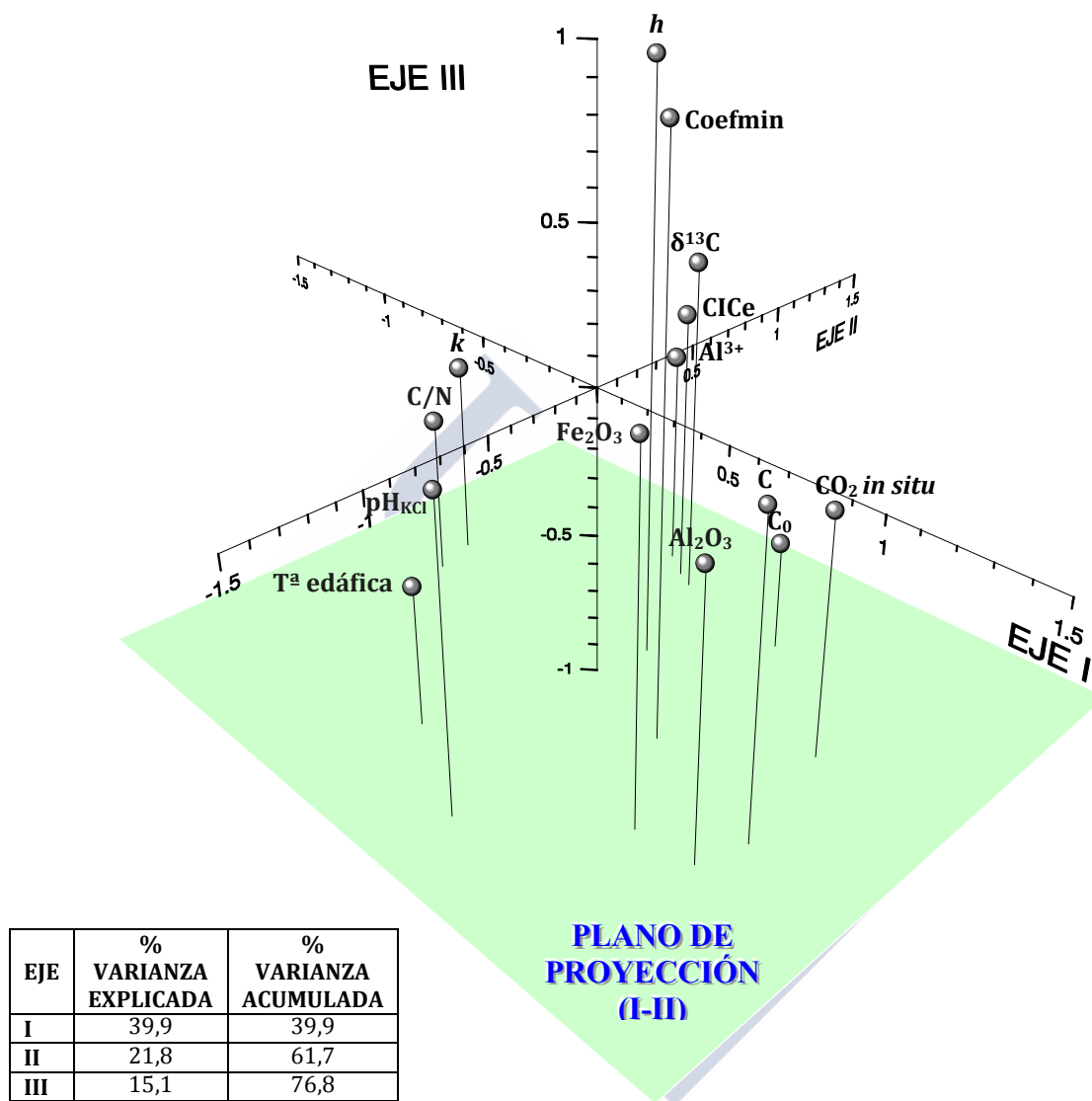
Sin embargo, en los ecosistemas de perennifolias, al considerar separadamente las emisiones edáficas de CO<sub>2</sub> para la primavera, el verano, el otoño o el invierno, utilizando como variable dependiente el flujo bianual medio de CO<sub>2</sub> de cada estación, expresado como un porcentaje del C total del suelo, y como variables independientes los diferentes parámetros edafo-climáticos, se obtuvieron distintos modelos significativos en función del periodo del año estudiado (Tabla 35b). Así, cuando se consideró la temperatura edáfica como variable predictora los modelos de regresión obtenidos para las estaciones de otoño, invierno y primavera durante las cuales dicha temperatura fue más baja y no se dieron periodos de sequía prolongados, explicaron el 65, el 88 y el 97% de la varianza total, respectivamente, mientras que para la estación estival fue la lluvia caída 7 días antes de la medida de CO<sub>2</sub> la que proporcionó el modelo con más alto nivel de significación, alcanzándose una explicación del 88 % de la varianza total. Estos resultados ponen de manifiesto el efecto conjunto que tienen la temperatura y el contenido de agua en el suelo sobre la mineralización de la materia orgánica en este tipo de ecosistemas, fundamentalmente en aquellos periodos donde se combinan altas temperaturas y periodos de déficit hídrico.

**Tabla 35.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar los flujos edáficos estacionales de CO<sub>2</sub> a la atmósfera correspondientes a los ecosistemas de pinos.

<b>a)</b>				
<b>Variable dependiente:</b> CO <sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de primavera (expresado en % de C)				
<b>Variables independientes</b>	<b>R<sup>2</sup> corregido</b>	<b>Beta estandarizado</b>	<b>Significación</b>	<b>Tolerancia</b>
<b>Tª suelo primavera</b>	0,971	0,988	0,0001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,0001				
<b>b)</b>				
<b>Variable dependiente:</b> CO <sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de verano (expresado en % de C)				
<b>Variables independientes</b>	<b>R<sup>2</sup> corregido</b>	<b>Beta estandarizado</b>	<b>Significación</b>	<b>Tolerancia</b>
<b>Lluvia acumulada verano</b>	0,887	0,954	0,003	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,003				
<b>Variable dependiente:</b> CO <sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de otoño (expresado en % de C)				
<b>Variables independientes</b>	<b>R<sup>2</sup> corregido</b>	<b>Beta estandarizado</b>	<b>Significación</b>	<b>Tolerancia</b>
<b>Tª otoño</b>	0,653	0,850	0,032	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,032				
<b>Variable dependiente:</b> CO <sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de invierno (expresado en % de C)				
<b>Variables independientes</b>	<b>R<sup>2</sup> corregido</b>	<b>Beta estandarizado</b>	<b>Significación</b>	<b>Tolerancia</b>
<b>Tª invierno</b>	0,881	0,951	0,004	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,004				

#### 4.2.4. ESTUDIO ESTADÍSTICO COMPARATIVO ENTRE ECOSISTEMAS DE CADUCIFOLIAS Y PERENNIFOLIAS

Para poner de manifiesto los principales factores determinantes de las diferencias en el ciclo del C edáfico entre los ecosistemas de perennifolias y de caducifolias, se aplicó en primer lugar un Análisis de Componentes Principales (ACP) a una matriz de 18 x 15 compuesta por las 18 parcelas estudiadas y por un total de 15 variables relacionadas con las características generales del suelo así como con los parámetros asociados a la dinámica de mineralización de la materia orgánica edáfica. La distribución de las variables incluidas en el ACP, junto con la varianza total explicada, aparece reflejada en la figura 63 y los factores de carga sobre los componentes I, II y III se resumen en la tabla 36.



**Figura 63.** Distribución de las variables (representadas por símbolos esféricos) en el espacio definido por los tres primeros componentes tras el ACP de los suelos bajo bosques de perennifolias y caducifolias aplicado a los diferentes parámetros considerados junto con la proyección de esas variables (líneas verticales) sobre el plano definido por los ejes I y II.

Los tres primeros componentes obtenidos con la aplicación de este ACP explicaron más del 76 % de la varianza total, correspondiendo el 40, 22 y 15 % al primer, segundo y tercer componente, respectivamente.

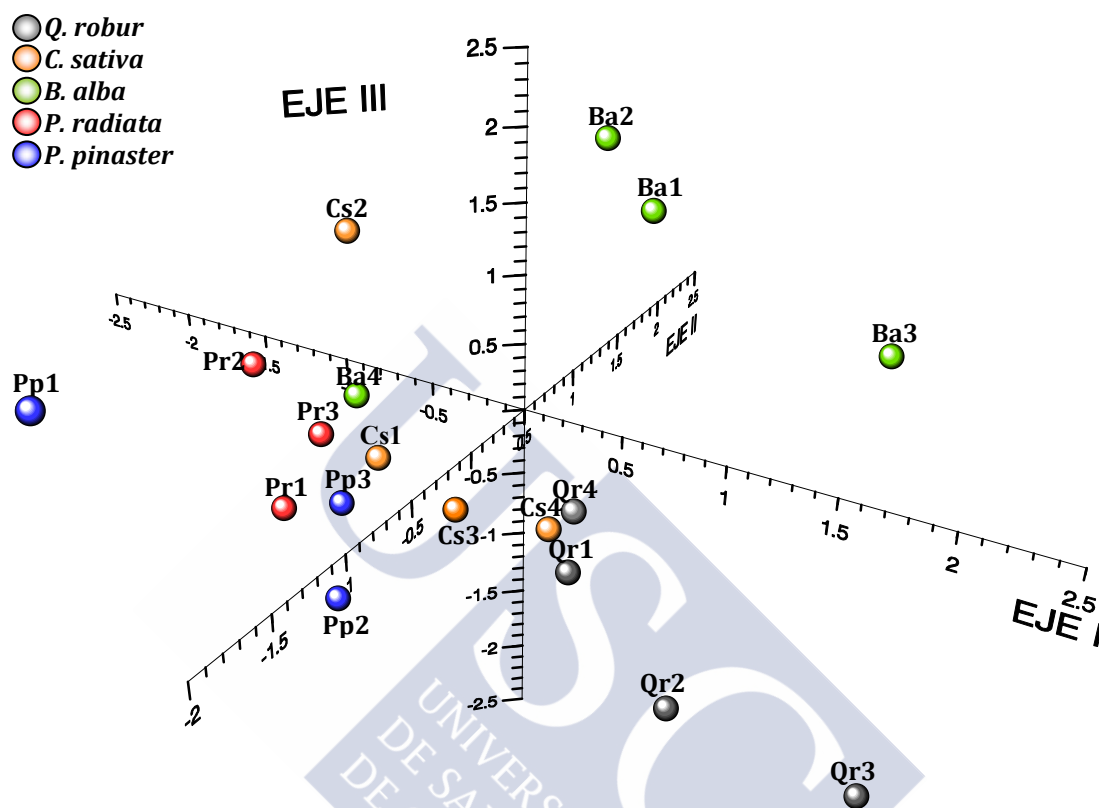
**Tabla 36.** Conjunto de variables incluidas en el ACP y sus factores de carga sobre los componentes I, II y III.

VARIABLES	FACTOR DE CARGA		
	COMPONENTE I	COMPONENTE II	COMPONENTE III
<b>Coefficiente de mineralización (Coefmin)</b>	0,360	-0,129	0,881
<b>C lábil (C<sub>0</sub>)</b>	0,832	-0,302	0,061
<b>C total (C)</b>	0,321	0,602	-0,611
<b>Velocidad de mineralización de la fracción lábil del C (k)</b>	-0,859	0,231	-0,292
<b>Velocidad de mineralización de la fracción recalcitrante del C (h)</b>	0,040	0,226	0,936
<b>pH del suelo (pH<sub>KCl</sub>)</b>	0,182	-0,901	0,040
<b>Capacidad de intercambio catiónico efectiva (C.I.C.e)</b>	-0,183	0,721	-0,012
<b>Al de cambio (Al<sup>3+</sup>)</b>	-0,281	0,798	-0,217
<b>Óxidos de Al (Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub>)</b>	0,780	-0,496	-0,055
<b>Óxidos de Fe (Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>)</b>	0,576	-0,515	0,223
<b>Relación C/N</b>	-0,813	0,042	-0,423
<b>Valor de <math>\delta^{13}\text{C}</math></b>	-0,115	0,682	0,195
<b>CO<sub>2</sub> medio liberado durante el periodo de estudio (CO<sub>2</sub> <i>in situ</i>)</b>	0,745	0,192	-0,166
<b>Temperatura del suelo en el momento de la medida (T<sup>a</sup> edáfica)</b>	-0,187	-0,674	-0,510

El componente I es un eje bipolar definido en su parte positiva fundamentalmente por el contenido en C lábil, además de los óxidos de Fe y Al y el CO<sub>2</sub> liberado en el campo, contraponiéndolos a la relación C/N y a la velocidad de mineralización de la fracción orgánica lábil. Esto sugiere en primer lugar que la composición y labilidad de la materia orgánica fueron los factores de diferenciación más importantes, explicando el mayor porcentaje de la varianza total entre los suelos estudiados (40 %) y en segundo lugar que la liberación de CO<sub>2</sub> medido en el campo estuvo asociada principalmente con un mayor contenido en el suelo en C lábil. Casi la otra mitad de la varianza total explicada se repartió entre los componentes II y III (37 %), más relacionados con las características generales del suelo y la actividad mineralizadora de la materia orgánica. El componente II, con un 22 % de la varianza total explicada, vino determinado en su parte negativa por el pH del suelo junto con la temperatura edáfica, contraponiéndose al C.I.C.e, al Al<sup>3+</sup> de cambio, al contenido en <sup>13</sup>C y a la concentración total de C, la cual repartió su peso entre este segundo componente y el tercero. Esto sugiere que, al igual

que ocurría cuando se analizaban únicamente los ecosistemas de caducifolias, el pH aparece como uno de los principales factores explicativos de la varianza total condicionando a su vez la forma predominante en la que aparece el Al, bien como  $\text{Al}^{3+}$  libre o como geles de Al amorfo. Finalmente el componente III, que explicó un 15 % de la varianza total, se relacionó con la capacidad potencial de mineralización de la materia orgánica, asociando altas tasas de mineralización con una mayor accesibilidad a la fracción orgánica recalcitrante, que se contraponen a la concentración de C total y a la temperatura del suelo, poniendo de manifiesto que mayores contenidos en C edáfico podrían venir principalmente asociados a suelos de zonas más frías y con una materia orgánica en la que la fracción más recalcitrante presenta una menor accesibilidad.

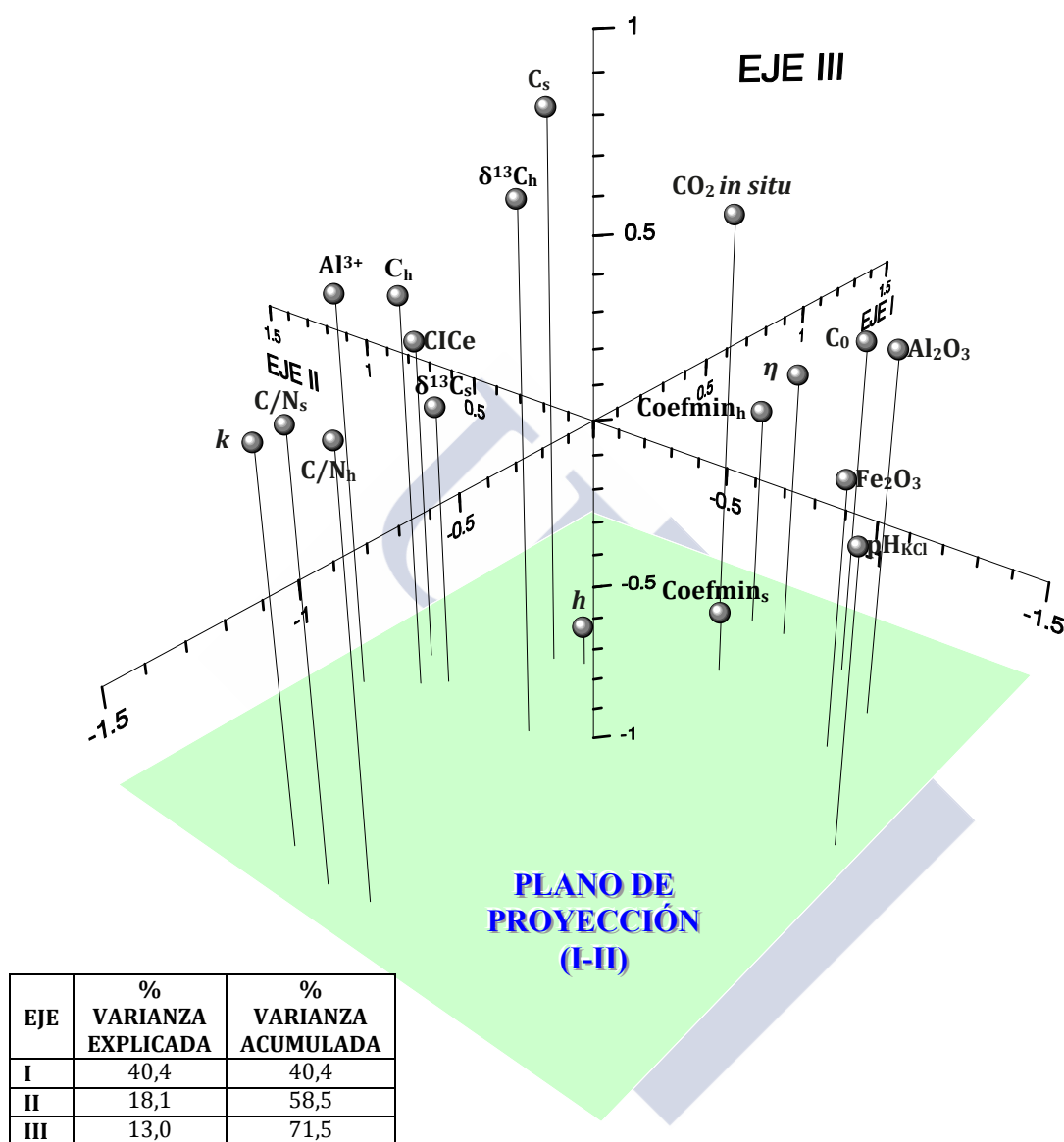
En la figura 64 aparece representada la distribución de las parcelas en el espacio tridimensional definido por estos tres componentes. En ella se observa una separación de las mismas en función del tipo de ecosistema de origen, de tal forma que los bosques de coníferas se situaron todos ellos en la parte negativa del eje I en función de sus menores contenidos en C lábil y más bajos valores de  $\text{CO}_2$  liberado en el campo, junto con una relación C/N más alta que las parcelas correspondientes a los ecosistemas de frondosas, las cuales se localizaron en cambio en la parte positiva de dicho eje. Por otra parte, se observa, también, un cierto agrupamiento de determinadas parcelas en función de otros parámetros edáficos, tales como el pH del suelo y el  $\text{Al}^{3+}$  libre. Así, en la parte positiva del eje II se localizaron las parcelas correspondientes a los bosques de abedules y pino marítimo, dado que los suelos de ambos tipos de ecosistemas presentaron una mayor acidez y más altas concentraciones de  $\text{Al}^{3+}$  libre que el resto de las parcelas. El eje III que, tal como se señaló anteriormente vino definido por la actividad mineralizadora de la materia orgánica, ordenó las parcelas en función de su tasa de mineralización y de la accesibilidad de la fracción orgánica más recalcitrante, situándose en su parte negativa los suelos de robledal y de pino marítimo, ya que ambos tipos de ecosistemas presentaron una mayor estabilidad de su materia orgánica edáfica.



**Figura 64.** Distribución de los ecosistemas estudiados en el espacio tridimensional definido por los ejes I, II y III obtenidos del ACP.

Con objeto de complementar los resultados obtenidos en el anterior ACP incluyendo también datos relativos a los aportes orgánicos procedentes de la vegetación propia de cada tipo de ecosistema, se llevó a cabo un segundo ACP con una matriz de 18 x 18 constituida, en este caso, por las mismas variables que fueron consideradas en el anterior análisis, más las relacionadas con la hojarasca recogida en cada uno de los ecosistemas, como fueron los parámetros que definieron su composición química y los concernientes a su biodegradabilidad. La distribución de las variables que se incluyeron en este segundo análisis, junto con los porcentajes de varianza total explicada por cada uno ellos, y los factores de carga sobre los tres componentes considerados se reflejan en la figura 65 y la tabla 37 respectivamente.





**Figura 65.** Distribución de las variables (representadas por símbolos esféricos) en el espacio definido por los tres primeros componentes tras el ACP aplicado a los diferentes parámetros considerados para los suelos y la hojarasca procedente de los bosques de perennifolias y caducifolias junto con la proyección de las variables (líneas verticales) sobre el plano definido por los ejes I y II.

Con la aplicación de este ACP el porcentaje de varianza total explicada superó el 70 %, correspondiendo el 40, 18 y 13 % al primer, segundo y tercer componente, respectivamente.

**Tabla 37.** Conjunto de variables incluidas en el ACP y sus factores de carga sobre los componentes I, II y III.

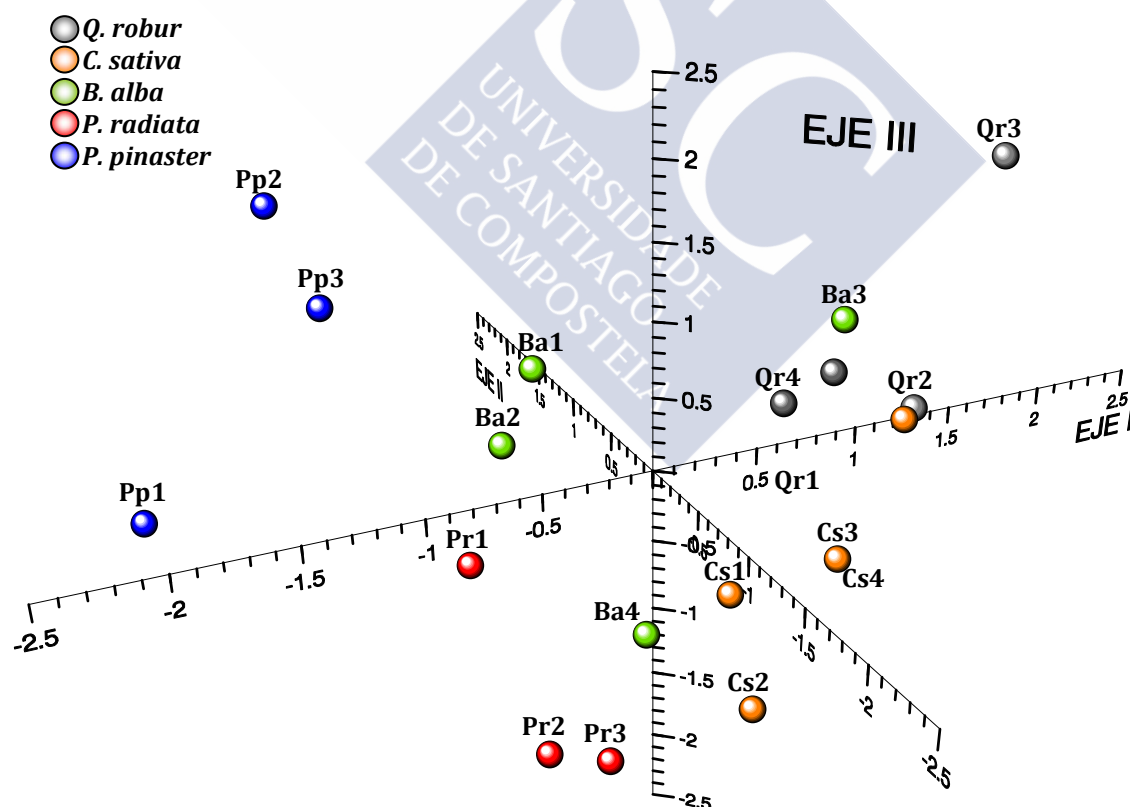
VARIABLES	FACTOR DE CARGA		
	COMPONENTE I	COMPONENTE II	COMPONENTE III
<b>RELATIVAS AL SUELO</b>			
Coeficiente de mineralización (Coef <sub>min<sub>s</sub></sub> )	0,496	-0,104	-0,799
C lábil (C <sub>0</sub> )	0,734	-0,446	0,073
C total (C <sub>s</sub> )	0,232	0,411	0,709
Velocidad de mineralización de la fracción lábil del C (k)	-0,838	0,377	0,163
Velocidad de mineralización de la fracción recalcitrante del C (h)	0,269	0,304	-0,874
pH del suelo (pH <sub>KCl</sub> )	0,044	-0,924	-0,112
Capacidad de intercambio catiónico efectiva (C.I.C.e)	0,010	0,775	0,039
Al de cambio (Al <sup>3+</sup> )	-0,219	0,845	0,238
Óxidos de Al (Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> )	0,592	-0,652	0,144
Óxidos de Fe (Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> )	0,384	-0,643	-0,154
Relación C/N (C/N <sub>s</sub> )	-0,882	0,170	0,278
Valor de $\delta^{13}\text{C}$ ( $\delta^{13}\text{C}_s$ )	-0,059	0,610	-0,096
CO <sub>2</sub> medio liberado durante el periodo de estudio (CO <sub>2</sub> <i>in situ</i> )	0,757	0,111	0,332
<b>RELATIVAS A LA HOJARASCA</b>			
Coeficiente de mineralización (Coef <sub>min<sub>h</sub></sub> )	0,787	-0,014	-0,268
C total (C <sub>h</sub> )	-0,118	0,680	0,235
Velocidad de mineralización de la fracción recalcitrante del C ( $\eta$ )	0,788	-0,155	-0,116
Relación C/N (C/N <sub>h</sub> )	-0,860	0,016	0,272
Valor de $\delta^{13}\text{C}$ ( $\delta^{13}\text{C}_h$ )	-0,091	0,196	0,580

Este segundo ACP, cuyo porcentaje de varianza total explicada por los tres primeros componentes superó el 70 %, confirmó los resultados obtenidos con el primer ACP realizado, ya que de nuevo los factores diferenciadores más importantes, que determinan el componente I, fueron la composición y la labilidad de la materia orgánica del suelo que, en este caso, además se asociaron con la composición y biodegradabilidad de la hojarasca, explicando en su conjunto más del 40 % de la varianza total. De igual manera en este ACP las características generales del suelo se asociaron al componente II, apareciendo como el segundo factor de diferenciación que, junto con el contenido en C de la hojarasca, explicaron el 18 % de la varianza, mientras que el tercer componente, relacionado fundamentalmente con la capacidad potencial de mineralización de la materia orgánica del suelo, explicó ahora un 13 % de la varianza

total. Así, el primer componente, definido tanto por variables relacionadas con el suelo como con el material vegetal, asoció en su parte positiva el contenido en C lábil del suelo y el CO<sub>2</sub> liberado en el campo con el coeficiente de mineralización y la velocidad de descomposición de la fracción orgánica más recalcitrante del material vegetal, contraponiéndolos a la calidad de la hojarasca, al grado de humificación de la materia orgánica edáfica y a la velocidad de mineralización de la fracción orgánica más lábil del suelo, poniendo de manifiesto la importancia que la composición y biodegradabilidad del material vegetal tienen sobre la composición de la materia orgánica del suelo y como consecuencia sobre la liberación de CO<sub>2</sub> edáfico en campo. El componente II, por el contrario, vino definido fundamentalmente por las características generales del suelo, asociando en su parte negativa la acidez potencial a los contenidos en óxidos de Fe y Al, mientras que en la positiva se localizaron el complejo de intercambio catiónico, el Al<sup>3+</sup> de cambio, el contenido en <sup>13</sup>C del suelo y la concentración en C de la hojarasca. Por último, el componente III asoció altas tasas de mineralización de C edáfico con una mayor accesibilidad a la fracción recalcitrante de la materia orgánica del suelo, contraponiéndolas a la concentración en C total y al contenido en <sup>13</sup>C del material vegetal, reflejando así la importancia que la accesibilidad a la mineralización de la fracción más recalcitrante de la materia orgánica edáfica tiene sobre la capacidad de estos suelos forestales de actuar como reservorios estables de C.

La distribución de las parcelas en el espacio tridimensional definido por estos tres componentes aparece representada en la figura 66 y, como consecuencia de la inclusión en el análisis de una serie de variables correspondientes a las características de la hojarasca, fue posible la obtención de una más clara separación de las parcelas en función de la especie arbórea dominante del ecosistema forestal de procedencia. Así, los bosques de coníferas se situaron todos ellos en la parte negativa del eje I por presentar una hojarasca con más altos valores de C/N y menor biodegradabilidad y suelos con una materia orgánica menos humificada, con menores contenidos en C lábil y bajos flujos de CO<sub>2</sub> edáfico, mientras que el resto de las parcelas, correspondientes a los

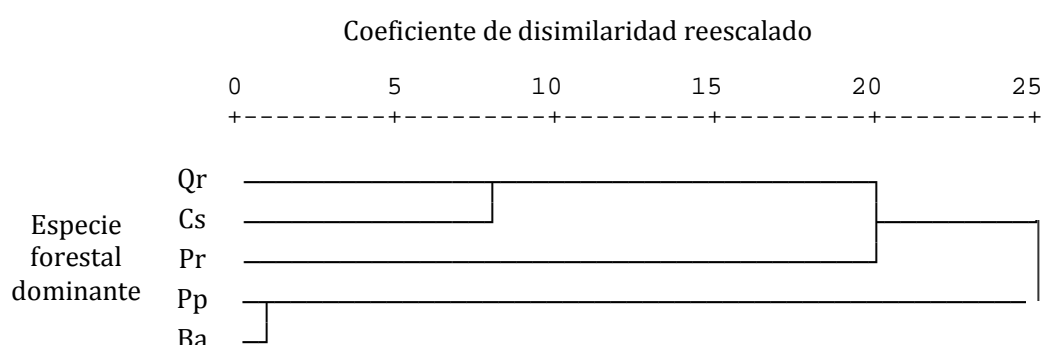
ecosistemas de frondosas, se localizaron en la parte positiva de dicho eje. Por otro lado, los suelos bajos bosques de pino marítimo y abedul mostraron cierto agrupamiento en la parte positiva del eje II por presentar características edáficas similares, entre las que destacaron los más bajos valores de pH, menores contenidos en óxidos de Fe y Al o una concentración mayor de  $Al^{3+}$  que el resto de las parcelas, mientras que en la parte positiva del eje III se agruparon fundamentalmente las parcelas correspondientes a los ecosistemas de pino marítimo y robledal por exhibir los menores coeficientes de mineralización del C edáfico y las más bajas velocidades de mineralización de la fracción orgánica más recalcitrante tanto del suelo como del material vegetal, confirmando así los resultados obtenidos con el primer ACP donde sólo fueron incluidos parámetros edáficos.



**Figura 66.** Distribución de los ecosistemas estudiados en el espacio tridimensional definido por los ejes I, II y III obtenidos del ACP.

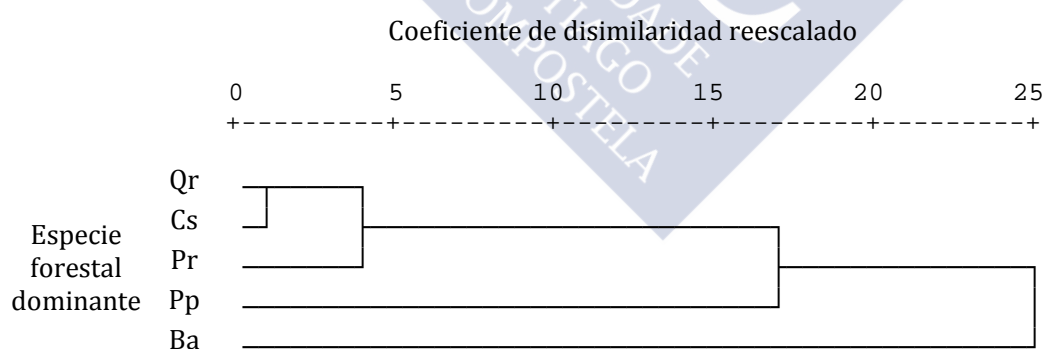
Con el fin de comprobar si la utilización de un mayor número de variables permite obtener una mejor agrupación de los ecosistemas incluidos en esta investigación y complementar la información obtenida mediante los ACP anteriormente descritos, se aplicaron una serie de análisis de clasificación jerárquica (Fig. 67, 68, 69, 70 y 71) que, por tratarse de un método estadístico que no presenta limitaciones en cuanto al número de variables consideradas, permite así una comparación más pormenorizada. En este caso se utilizaron para cada una de las variables, tanto del suelo como de la hojarasca, los valores medios de los 4 robledales, 4 castaños, 4 abedules, además de los de las 3 parcelas de pino insignie y de las 3 de pino marítimo para representar cada tipo de ecosistema forestal estudiado. Así, en los tres primeros dendrogramas que aparecen a continuación (Fig. 67, 68 y 69) se utilizaron únicamente variables relacionadas con las características edáficas, el primero de ellos con los parámetros generales de caracterización del suelo y los otros dos con las características de su materia orgánica, uno de ellos incluyendo las variables relacionadas con la composición y el otro con la actividad mineralizadora. En el cuarto dendrograma que se muestra (Fig. 70) se contemplaron variables relacionadas con la hojarasca y, finalmente, en el quinto análisis (Fig. 71), a modo de síntesis, se utilizaron todas las variables conjuntamente, tanto las correspondientes al suelo como a la hojarasca.

En el primer análisis de clasificación jerárquica (Fig. 67) se tuvieron en cuenta, además de las 5 variables incluidas en el ACP correspondiente, otras 16 también relacionadas con las características generales del suelo y que no pudieron ser utilizadas en aquel caso, sumando por tanto un total de 21 variables. El dendrograma resultante de este primer análisis confirmó los resultados previamente obtenidos, separando los suelos pertenecientes a los bosques de pino marítimo y abedules del resto de los ecosistemas, mientras que los suelos bajo bosques de robles y castaños formaron un segundo grupo junto con las plantaciones de *P. radiata*, éstas últimas con mayores similitudes con los ecosistemas de castaños que con el resto de parcelas.



**Figura 67.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica a los datos relacionados con las características generales del suelo de los bosques de perennifolias y caducifolias.

Con el segundo análisis de clasificación jerárquica (Fig. 68), en el que únicamente se consideraron los valores medios de las variables relacionadas con la composición de la materia orgánica, es decir, los diferentes grupos funcionales que la constituyen (con un total de 9 variables), se obtuvo una distribución de los ecosistemas ligeramente diferente a la anteriormente descrita, destacando los suelos correspondientes a los ecosistemas de abedules por separarse claramente del resto.



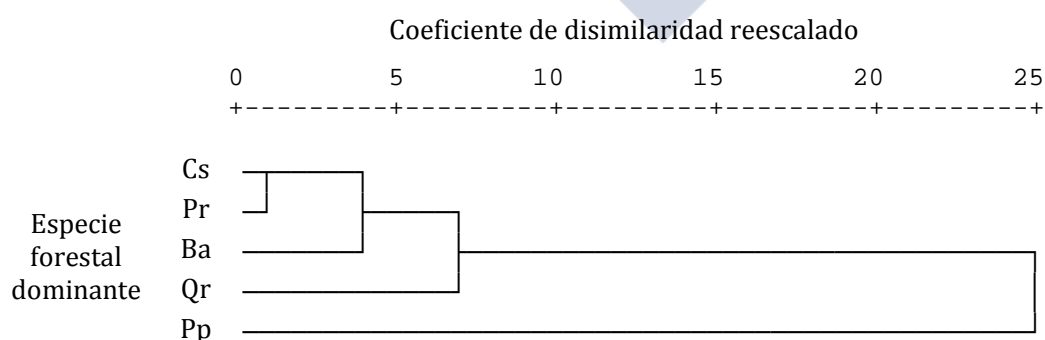
**Figura 68.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica a los datos relacionados con la composición de la materia orgánica de los suelos pertenecientes a los bosques de perennifolias y caducifolias.

Por otra parte, los de robledales y castaños, muy próximos entre sí, constituyeron un segundo grupo al que se unieron los pinares de pino insignie. Esto refleja que la composición de la materia orgánica de los suelos bajo bosques de abedul se diferencia

de la de los otros tipos de ecosistemas, mientras que los suelos de bosques de roble, de castaño y de pino insignie presentan características más próximas entre sí. Además, la disposición intermedia de los suelos bajo *P. pinaster* sugiere que su materia orgánica edáfica presenta características diferentes a ambos grupos, el formado por los suelos bajo robledales, castaños y pino insignie y el constituido por los abedulares.

Así, con estos dos primeros dendrogramas se puso de manifiesto que, teniendo en cuenta las características generales del suelo y la composición de su materia orgánica, tanto en los bosques de caducifolias como de perennifolias que existen diferencias en función del tipo de especie forestal dominante.

El tercer dendrograma de agrupación (Fig. 69), donde se tuvieron en cuenta 15 variables, todas ellas relacionadas con la actividad mineralizadora de la materia orgánica, tanto las correspondientes a las determinaciones estacionales de la liberación de CO<sub>2</sub> en el campo como a la mineralización potencial, obtenida en el laboratorio, mostró una agrupación de los ecosistemas ligeramente diferente a la encontrada en los anteriores análisis. En este caso parece existir una mayor homogeneidad entre los distintos ecosistemas, ya que, exceptuando los bosques de pino marítimo, el resto constituyó un único grupo donde los suelos bajo bosques de castaño y pino insignie presentaron las mayores semejanzas entre sí, seguidos de los de abedulares y robledales.

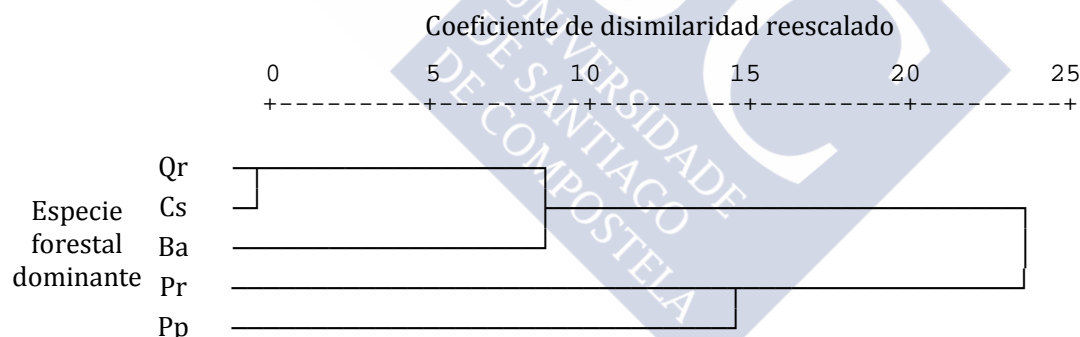


**Figura 69.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica a los datos relacionados con la actividad de mineralización de la materia orgánica de los suelos pertenecientes a los bosques de perennifolias y caducifolias.



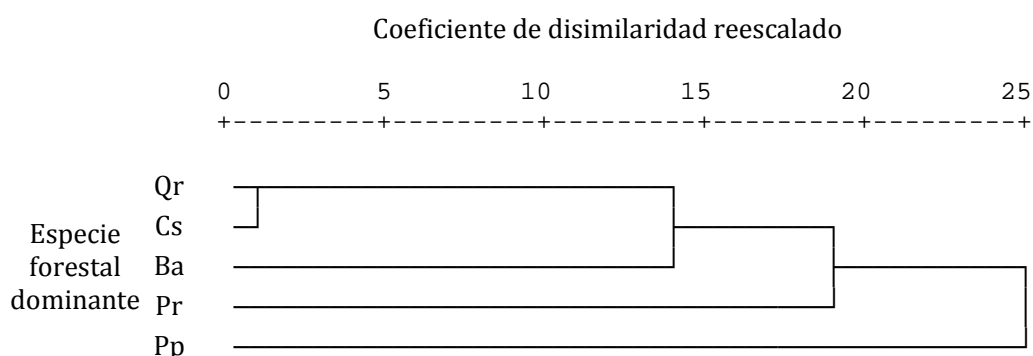
Por otra parte, dadas las claras diferencias encontradas entre la composición y la biodegradabilidad de la hojarasca ya comentadas entre los dos grandes grupos botánicos estudiados (caducifolias y perennifolias), en la aplicación de los siguientes análisis de clasificación se tuvieron en cuenta las características de los distintos aportes vegetales pertenecientes a cada uno de los ecosistemas. En el primero de ellos (Fig. 70) únicamente se incluyeron variables relacionadas con la composición y la biodegradabilidad de los distintos residuos orgánicos (23 variables), mientras que en el otro (Fig.71) se contemplaron todas las estudiadas, tanto las pertenecientes a la hojarasca como al suelo (77 variables).

De acuerdo con los dendrogramas obtenidos se observó que las características del material vegetal parecen afectar fuertemente a la ordenación de los ecosistemas, ya que en el primer análisis se unieron, por una parte, los dos bosques de perennifolias y por otra, los de caducifolias, tal como se observa en la figura 70.



**Figura 70.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica de los datos relacionados con las características de la hojarasca procedente de los bosques de perennifolias y caducifolias.

En el segundo análisis (Fig. 71), en el que se consideraron conjuntamente las variables de suelo y hojarasca, también se puso de manifiesto la importancia que tienen las características de los aportes orgánicos, determinados por el tipo de especie arbórea, en el funcionamiento del ciclo del C edáfico en los ecosistemas forestales estudiados, aunque en este caso se observaron diferencias considerables entre los dos tipos de coníferas.



**Figura 71.** Dendrograma obtenido tras la aplicación del análisis de clasificación jerárquica a los datos relacionados con la totalidad de las variables y muestras estudiadas correspondientes a los bosques de perennifolias y caducifolias.

Para finalizar, con el fin de comparar el comportamiento del ciclo del C edáfico entre los dos grandes tipos de ecosistemas forestales, caducifolias y perennifolias, se intentó hallar un modelo que defina este comportamiento y pueda ser aplicable al conjunto de todos los ecosistemas estudiados. En todas estas modelizaciones se utilizaron como variables dependientes, tanto para el suelo como para la hojarasca, los dos índices de mineralización obtenidos mediante las experiencias respirométricas en el laboratorio o en el campo y como variables independientes, además de las anteriormente incluidas en los anteriores análisis multivariantes, aquellas relacionadas con las condiciones edafo-climáticas del periodo de estudio.

En las tablas 38, 39 y 40 se incluyen los modelos de regresión obtenidos que, con altos valores de tolerancia, mayores porcentajes de varianza explicaron tanto para la mineralización potencial de la materia orgánica del suelo y de la hojarasca como para los intercambios de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera en cada uno de los ecosistemas estudiados.

En el caso de la mineralización potencial del C edáfico, los mejores modelos predictivos fueron los que se obtuvieron cuando la variable dependiente utilizada fue el coeficiente de mineralización. La accesibilidad a la fracción más recalcitrante del C parece ser la variable que mejor explicó la varianza observada, con un porcentaje que alcanzó el 70%

y que aumentó hasta un 93 % cuando se incluyó el contenido en C lábil del suelo como segunda variable predictora. Cuando se utilizó como variable dependiente el C mineralizado, fueron las variables relacionadas con la composición de la materia orgánica las que más altos porcentajes de varianza explicaron, aunque inferiores a los alcanzados con la tasa de mineralización, siendo la combinación del contenido en C lábil del suelo y el complejo de cambio, concretamente el contenido de Na<sup>+</sup>, la que explicó el mayor porcentaje de varianza total, alcanzando el 60 %.

**Tabla 38.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar la mineralización potencial del C edáfico de los ecosistemas de perennifolias y caducifolias.

Variable dependiente: C mineralizado				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
C <sub>0</sub>	0,460	0,716	0,002	0,908
CICe		0,458	0,027	0,908
Significación del modelo de regresión: 0,004				
C <sub>0</sub>	0,580	0,435	0,052	0,587
CICe		0,477	0,012	0,905
C/N		-0,462	0,037	0,613
Significación del modelo de regresión: 0,002				
C <sub>0</sub>	0,600	0,452	0,012	0,953
Na <sup>+</sup>		-0,574	0,002	0,953
Significación del modelo de regresión: 0,0004				
Variable dependiente: coeficiente de mineralización				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
h	0,697	0,846	<0,0001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,0001				
h	0,930	0,842	<0,0001	1,000
C <sub>0</sub>		0,473	<0,0001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,0001				

Estos resultados ponen de manifiesto que cuando se consideran conjuntamente tanto los ecosistemas de caducifolias como de perennifolias, a pesar de las diferencias encontradas en el ciclo del C edáfico para los distintos tipos de bosques, siguen siendo la composición y la labilidad de la materia orgánica los factores de mayor peso para explicar la dinámica de mineralización del C del suelo.

Con respecto a la biodegradación de la hojarasca procedente tanto de los bosques de perennifolias como de los de caducifolias, al considerar como variable dependiente el C total mineralizado (Tabla 39) se obtuvieron dos modelos significativos que explicaron más del 90 % de la varianza total, un primer modelo utilizando únicamente como variable predictora el contenido en C lábil (91 %) y un segundo modelo en el que se consideró conjuntamente este parámetro con la relación C/N (90 %), presentando ambas variables altos valores de tolerancia.

Cuando la variable dependiente fue el coeficiente de mineralización del C, también se obtuvieron dos modelos altamente explicativos, uno de ellos asociado de nuevo al contenido en C lábil, que explicó más del 87 % de la varianza, y otro en el que las variables independientes fueron el contenido en C lábil y la composición isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$ ), que explicaron conjuntamente el 86 % de la varianza total. Estos modelos sugieren que uno de los factores que mayor peso tiene sobre la descomposición de la hojarasca de los ecosistemas forestales estudiados es su composición, la cual viene condicionada por el tipo de especie forestal.

**Tabla 39.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar la mineralización potencial del C del material vegetal procedente de los ecosistemas de perennifolias y caducifolias.

Variable dependiente: C mineralizado				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
ζ <sub>0</sub>	0,910	0,954	<0,000001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,00001				
ζ <sub>0</sub>	0,901	0,903	<0,0001	0,451
C/N		-0,069	0,553	0,451
Significación del modelo de regresión: <0,00001				

Variable dependiente: coeficiente de mineralización				
Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
ζ <sub>0</sub>	0,870	0,937	<0,00001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,00001				
ζ <sub>0</sub>	0,862	0,938	<0,000001	0,993
δ <sup>13</sup> C		0,020	0,831	0,993
Significación del modelo de regresión: <0,00001				

En cuanto a las variaciones estacionales de los flujos de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera determinados *in situ* durante el periodo 2008-2009, al utilizar como variable dependiente los valores medios estacionales del CO<sub>2</sub> liberado por los suelos de las 18 parcelas (6 de coníferas y 12 de frondosas), analizando de manera conjunta las emisiones correspondientes a las cuatro estaciones del año, el modelo que explicó el mayor porcentaje de varianza total, que superó ligeramente el 30 % de la varianza explicada, fue el que utilizó como variables predictoras la temperatura edáfica media estacional y el contenido en C lábil del suelo (Tabla 40a).

En un intento de obtener un modelo que explique un mayor porcentaje de varianza, se aplicaron nuevos análisis considerando separadamente los valores de CO<sub>2</sub> liberado obtenidos para cada una de las estaciones (primavera, verano, otoño, invierno). En este caso, los resultados mostraron que cuando se tuvo en cuenta como variable dependiente los flujos edáficos de CO<sub>2</sub> y como variables predictoras las condiciones edafo-climáticas, durante las estaciones más frías, otoño e invierno, los modelos que utilizaron la temperatura del suelo como única variable predictora fueron los que resultaron significativos y explicaron los mayores porcentajes de varianza total (53 y 46 %, respectivamente). Sin embargo, en las estaciones más cálidas, mientras que en la primavera no se encontró ningún modelo que resultase significativo, en el verano fue la lluvia caída 7 días antes de la medida de CO<sub>2</sub> utilizada como variable predictora la que explicó los más altos porcentajes de varianza (29 %), sin encontrar modelos que resultasen significativos cuando se consideró como única variable predictora a la temperatura edáfica (Tabla 40b). Estos resultados son muy similares a los encontrados cuando se analizaron ambos tipos de ecosistemas por separado (Tabla 26 y Tabla 35), confirmando de nuevo que, además de las características propias de la materia orgánica edáfica, en los intercambios de CO<sub>2</sub> en la interfase suelo-atmósfera tienen una gran importancia las condiciones edafo-climáticas, determinadas fundamentalmente por la climatología, aunque sin duda moduladas por el tipo de cubierta forestal.

**Tabla 40.** Modelos de regresión lineal múltiple obtenidos para explicar los flujos edáficos estacionales de CO<sub>2</sub> a la atmósfera correspondientes a los ecosistemas de perennifolias y caducifolias.

a)

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> estacional liberado en el campo

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
<b>T<sup>a</sup> suelo estacional</b>	0,254	0,514	<0,00001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,00001				
<b>T<sup>a</sup> suelo estacional</b>	0,313	0,508	<0,0001	0,999
<b>C<sub>0</sub></b>		0,262	0,010	0,999
Significación del modelo de regresión: <0,00001				

b)

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de verano (expresado en %C)

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
<b>Lluvia acumulada verano</b>	0,285	0,572	0,013	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,013				

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de otoño (expresado en %C)

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
<b>T<sup>a</sup> suelo otoño</b>	0,529	0,746	<0,00001	1,000
Significación del modelo de regresión: <0,00001				

**Variable dependiente:** CO<sub>2</sub> liberado en el campo en la estación de invierno (expresado en %C)

Variables independientes	R <sup>2</sup> corregido	Beta estandarizado	Significación	Tolerancia
<b>T<sup>a</sup> suelo invierno</b>	0,462	0,702	0,001	1,000
Significación del modelo de regresión: 0,001				

Finalmente, como resultado del estudio combinado de suelo y hojarasca en los ecosistemas de frondosas y coníferas se puso de manifiesto la existencia de una serie de similitudes y de divergencias en el ciclo del C edáfico asociadas en su mayoría, a la calidad y a los diferentes ritmos en el aporte de restos vegetales al suelo característicos de estos dos grandes grupos botánicos. Así, al comparar la hojarasca procedente de los ecosistemas de caducifolias con los de perennifolias destacó la existencia de dos grupos bien diferenciados en función de su composición y sobre todo de su labilidad, ya que la hojarasca procedente de los ecosistemas de coníferas se caracterizó por presentar una mayor proporción de compuestos más difícilmente degradables (con abundancia de

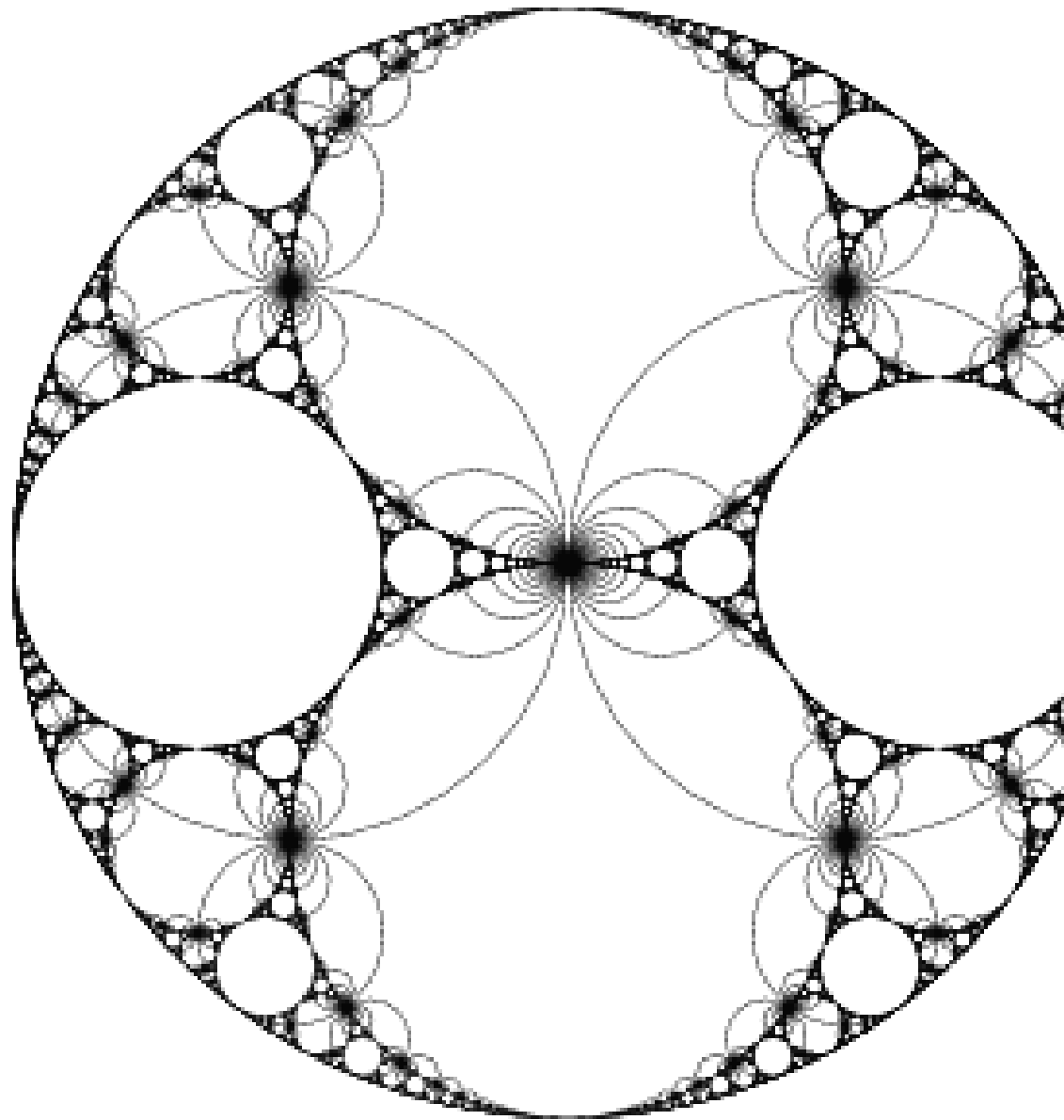
grupos funcionales aromáticos y fenólicos) lo que se tradujo en menores tasas de descomposición y más altos tiempos de permanencia, mientras que la de los ecosistemas de frondosas presentó una mayor riqueza en compuestos más fácilmente degradables y como consecuencia sus tasas de descomposición aumentaron reduciéndose sus tiempos de residencia. Sin embargo, al comparar las características de la materia orgánica edáfica las disparidades existentes en función del tipo de ecosistema parecen aminorarse en cierto grado, pero continúan existiendo diferencias significativas tanto en la composición como en la dinámica de mineralización del C. Aunque una característica común a todos los suelos de ambos tipos de ecosistemas fue la predominancia de la fracción del C más recalcitrante frente a la considerada como lábil, la materia orgánica de los suelos de los ecosistemas de caducifolias presentó una mayor actividad, lo cual en general parece relacionarse con una mayor accesibilidad de su fracción más estable en comparación con la exhibida por la materia orgánica de los suelos bajo ecosistemas de especies de perennifolias.

Otra diferencia que puede ser asociada a las características de la masa forestal fue el distinto comportamiento de los flujos edáficos de CO<sub>2</sub> a la atmósfera, manifestado no sólo en las emisiones totales sino en sus variaciones estacionales, que fueron más abundantes y con mayores oscilaciones intra e inter-anales en los suelos correspondientes a los bosques de frondosas frente a los de coníferas.

Por todo ello, y en concordancia con los valores de los coeficientes térmicos Q<sub>10</sub> estimados para los suelos de los diferentes ecosistemas, puede deducirse que, ante posibles alteraciones provocadas por el inminente cambio climático, fundamentalmente en lo relativo a la temperatura y a los patrones de precipitación, los suelos de los bosques de caducifolias parecen mostrar una mayor vulnerabilidad ante dichos cambios, mientras que los de los bosques de coníferas, con una menor dependencia térmica de los procesos de mineralización de su materia orgánica y con menores velocidades de mineralización potencial de la fracción orgánica recalcitrante, presentan indicios de una mayor resiliencia frente a las alteraciones térmicas asociadas al cambio global.







## 5. Conclusiones



## 5. CONCLUSIONES

Las principales conclusiones derivadas de este trabajo se han agrupado en dos bloques en función del diseño de la investigación realizada:

- A. Ciclo del C edáfico en ecosistemas forestales maduros de frondosas autóctonas gallegas (robledales, castaños y abedulares).
- B. Comparación del ciclo del C edáfico entre ecosistemas forestales de frondosas y coníferas.

Bloque A:

1. La influencia del tipo de especie forestal se manifiesta fundamentalmente en las capas superiores del suelo, donde se acumula la mayor parte de la materia orgánica, mientras que en las capas más profundas el efecto de la vegetación se ve sustancialmente enmascarado y cobran mayor importancia otros factores tales como el sustrato litológico, debido quizá a que sea necesario el transcurso de periodos de tiempo más largos para que la influencia de un determinado tipo de vegetación sea significativa a mayores profundidades del perfil edáfico.
2. Entre las propiedades edáficas que presentan diferencias significativas en función de la especie arbórea dominante se encuentran las relacionadas con la acidez y con el complejo de intercambio catiónico, siendo los suelos de abedulares significativamente más ácidos y con mayores contenidos en  $Al^{3+}$  libre que los suelos bajo ecosistemas de castaños, los cuales presentan una mayor abundancia en cationes básicos.
3. Los suelos de bosques de frondosas, independientemente de la especie forestal dominante, presentan características comunes en lo que respecta a su capacidad de captura y almacenamiento de C, ya que aunque existe una gran variabilidad en el contenido en materia orgánica entre los ecosistemas estudiados, no se encuentran

diferencias estadísticamente significativas en los perfiles de C edáfico en función del tipo de especie arbórea, siendo la composición y la labilidad de la materia orgánica los factores que, junto con las condiciones edafo-climáticas, determinan en mayor medida los procesos de mineralización e incorporación del C al suelo.

4. La composición química de la materia orgánica de los suelos de los tres tipos de ecosistemas forestales de caducifolias pone de manifiesto una destacada presencia de compuestos aromáticos y fenólicos, indicativa de una materia orgánica altamente estabilizada y con un elevado grado de humificación. Se observa una mayor abundancia de estructuras más recalcitrantes, tales como C alifático, en la materia orgánica de los suelos bajo bosques de abedul al compararla con la de robles o castaños, en los que se da una mayor presencia de compuestos con grupos *O*-alquílicos y *N*-alquílicos.

5. La abundancia natural en  $^{13}\text{C}$  de la materia orgánica edáfica de estos bosques se encuentra dentro del rango de valores habituales en suelos desarrollados bajo vegetación  $\text{C}_3$ . Sin embargo, existen diferencias estadísticamente significativas no sólo entre los tres tipos de ecosistemas forestales como consecuencia de la especie arbórea sino también en función de la localización dentro del perfil del suelo.

6. La materia orgánica de los suelos correspondientes a los tres tipos de ecosistemas de frondosas estudiados exhibe, en general, una tasa de mineralización del C relativamente baja que se correlaciona negativamente con el contenido en C total del suelo, mostrando la cinética de mineralización diferencias en función del tipo de ecosistema forestal fundamentalmente determinadas por la accesibilidad de su fracción más biorresistente. De esta forma, las mayores velocidades instantáneas de mineralización de la fracción lábil se encuentran en los suelos bajo abedulares mientras que la velocidad instantánea de mineralización de la fracción orgánica más recalcitrante presenta valores significativamente menores en los suelos bajo *Q. robur*, en concordancia con una mayor estabilidad de su materia orgánica edáfica.

7. La respiración del suelo en condiciones de campo se diferencia significativamente en función del tipo de ecosistema forestal considerado, siendo la cantidad de  $\text{CO}_2$  emitido por los suelos de los bosques de castaños estadísticamente inferior a la de los de

robledales y abedulares. Por otra parte, la especie arbórea, al influir de forma diferente sobre las condiciones edafo-climáticas, modula en cierta medida las variaciones temporales de los intercambios gaseosos en la interfase suelo-atmósfera, presentando los suelos bajo bosques de castaños oscilaciones estacionales menos acusadas que los correspondientes a los otros dos tipos de ecosistemas de frondosas estudiados.

8. Se ha comprobado la existencia de una relación de tipo exponencial entre la respiración del suelo en condiciones de campo y la temperatura subsuperficial del medio edáfico, poniéndose de manifiesto con los valores de  $Q_{10}$  estimados en estas condiciones una mayor sensibilidad de la materia orgánica edáfica de los ecosistemas de abedules que la presentada por los otros tipos de bosques de caducifolias estudiados ante posibles aumentos de temperatura. Por otra parte, junto con la temperatura, parece observarse también cierta influencia del patrón de precipitaciones sobre la cantidad de  $CO_2$  liberado por el suelo.

9. Los modelos de regresión lineal múltiple revelan que en estos suelos forestales gallegos, además del contenido en C lábil, es la accesibilidad de la materia orgánica más recalcitrante la que dirige el proceso de mineralización del C edáfico, resultados acordes con los obtenidos en los análisis en componentes principales en los que las parcelas se discriminan en función del tipo de ecosistema forestal de procedencia, asociando por un lado una mayor mineralización potencial de la materia orgánica a una más alta accesibilidad de la fracción del C más recalcitrante y por otro una mayor liberación de  $CO_2$  medido *in situ* a un más alto contenido en el suelo en C lábil.

10. Las diferencias más destacables entre los restos orgánicos procedentes de los tres tipos de bosques estudiados vienen determinadas por algunas de sus características bioquímicas, que afectan no sólo a su cinética de descomposición sino también a la magnitud de la discriminación del isótopo estable  $^{13}C$  durante el proceso degradativo, presentando la biodegradabilidad de la hojarasca una correlación positiva estadísticamente significativa con su contenido en C lábil. Así, aquellos sustratos vegetales con una mayor proporción de compuestos de alta labilidad son los que muestran la mayor tasa de descomposición, como es el caso de la hojarasca procedente de los ecosistemas de castaños, seguida por la de robles y finalmente por la de abedules.

11. Por último, aunque bajo las condiciones climáticas actuales la capacidad de captura y almacenamiento de C resulta bastante similar para los suelos de estos tres tipos de ecosistemas forestales maduros de caducifolias autóctonas gallegas, esto podría variar ante distintos escenarios de cambio global por posibles alteraciones en las condiciones edafo-climáticas, afectando al comportamiento de las distintas fracciones que constituyen la materia orgánica edáfica. Además, debido a que la materia orgánica de estos suelos forestales presenta un marcado predominio de su fracción más recalcitrante, pequeñas modificaciones en la estabilidad de esta fracción pueden dar lugar a importantes cambios en la capacidad de retención de compuestos orgánicos en el suelo a largo plazo, disminuyendo con ello sustancialmente sus reservas de C. Así, en base a los datos obtenidos cabría esperar que los suelos correspondientes a los bosques de robles, dada la alta estabilidad de su materia orgánica y su mayor resiliencia ante variaciones térmicas, presentarían tasas de renovación del C y tiempos de permanencia significativamente más elevados que los de abedulares o castañares y, por tanto, una mayor capacidad potencial de retención de C ante posibles alteraciones climáticas asociadas al inminente cambio global.

#### Bloque B:

1. Al comparar las características de la materia orgánica edáfica bajo los tres tipos de ecosistemas de frondosas considerados con las presentadas por los suelos desarrollados bajo dos de las especies de coníferas más utilizadas en Galicia para la reforestación (*P. radiata* y *P. pinaster*) se pone de manifiesto que no sólo existen diferencias en la actividad mineralizadora del C en el suelo sino también entre la biodegradabilidad del material vegetal procedente de las distintas especies estudiadas, siendo estas diferencias mucho más acusadas en este último parámetro.

2. El material vegetal procedente de los bosques de coníferas se diferencia significativamente del de caducifolias por su más elevada relación C/N, por exhibir una mayor abundancia de compuestos recalcitrantes y por ser más difícilmente biodegradable, lo que se traduce en tasas de descomposición más bajas y por tanto en



una vida media y unos tiempos de permanencia en el suelo más largos para la hojarasca procedente de los ecosistemas de coníferas en comparación con los de caducifolias.

3. Respecto a las características generales del suelo, las diferencias más destacables entre los ecosistemas de especies caducifolias y los de perennifolias son las relacionadas con el complejo de intercambio catiónico, en concreto con el contenido en algunos cationes básicos, tales como el  $\text{Na}^+$ , el  $\text{Mg}^{2+}$  y el  $\text{K}^+$ , el primero significativamente más alto en los bosques de coníferas y los dos últimos más abundantes en los de frondosas.

4. El contenido en materia orgánica edáfica así como la abundancia natural en  $^{13}\text{C}$  son muy similares entre los suelos bajo frondosas y coníferas, mientras que existen diferencias significativas tanto en la composición química como en el grado de humificación de su materia orgánica. Así, la mayor proporción de grupos funcionales aromáticos y fenólicos encontrada en los suelos bajo caducifolias pone de manifiesto una materia orgánica más humificada que la de los suelos bajo especies perennifolias.

5. Aunque, al igual que ocurría en los suelos desarrollados bajo caducifolias, la mineralización potencial de la materia orgánica de los suelos de pinares muestra valores indicativos de una baja actividad mineralizadora, sí existen diferencias estadísticamente significativas entre ambos grupos, siendo, en promedio, los suelos correspondientes a los bosques de coníferas los que presentan las menores tasas de descomposición y por tanto una materia orgánica más estable determinada fundamentalmente por la menor accesibilidad de su fracción orgánica recalcitrante.

6. La respiración del suelo determinada en condiciones de campo muestra diferencias significativas entre los dos grupos de formaciones forestales, presentando las tasas de respiración *in situ* de los suelos de los bosques de perennifolias promedios anuales significativamente más bajos que los correspondientes a los suelos de caducifolias. En el mismo sentido, se observa que las variaciones estacionales de los intercambios gaseosos en la interfase suelo-atmósfera son menores en las plantaciones de pinos al comparalas con las de los ecosistemas de frondosas.

7. En los bosques de coníferas también se ha comprobado la existencia de una relación de tipo exponencial entre la respiración del suelo en condiciones de campo y la temperatura edáfica, poniéndose de manifiesto con los valores de  $Q_{10}$  estimados en estas condiciones que los suelos bajo ecosistemas de perennifolias presentan una menor sensibilidad ante aumentos de temperatura que la mostrada por los suelos bajo caducifolias. Nuevamente se pone en evidencia que, junto con la temperatura, el patrón de precipitaciones influye sobre la cantidad de  $CO_2$  liberado por el suelo.

8. Al considerar la totalidad de los 18 bosques estudiados, los análisis en componentes principales, además de discriminar las parcelas en función del tipo de ecosistema forestal de procedencia, indican que la composición y la labilidad de la materia orgánica edáfica son los factores de diferenciación más importantes entre los suelos bajo ecosistemas de coníferas y frondosas, asociando mayores mineralizaciones potenciales de C edáfico a una más alta accesibilidad de la fracción orgánica recalcitrante y mayores liberaciones de  $CO_2$  *in situ* a una materia orgánica con más altos contenidos en C lábil, contraponiendo los suelos bajo caducifolias por la mayor actividad de su materia orgánica edáfica a los de perennifolias con una materia orgánica más estable.

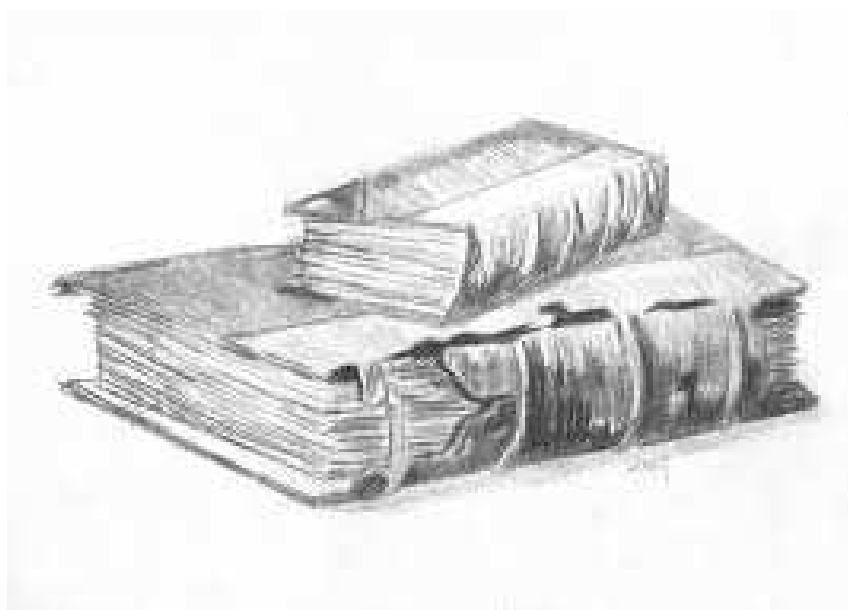
9. Los modelos de regresión lineal múltiple aplicados al conjunto de todos los ecosistemas estudiados (caducifolias y perennifolias) ponen de nuevo de manifiesto que, en términos generales, es la accesibilidad de la materia orgánica más recalcitrante la que dirige el proceso de mineralización del C edáfico, mientras que el contenido en C lábil es el que condiciona en mayor medida la cantidad de  $CO_2$  liberado *in situ*. Sin embargo, al considerar cada uno de los dos grupos de formaciones forestales por separado (únicamente caducifolias o perennifolias) la diferencia más destacable radica en que, mientras que en el caso de los bosques de frondosas es el C total del suelo el que determinaba fundamentalmente la liberación potencial de  $CO_2$ , en el caso de las coníferas es el C lábil el factor determinante de esta liberación.

10. Finalmente, y teniendo en cuenta la totalidad de los resultados incluidos en esta memoria se podría concluir que, aunque bajo las condiciones climáticas actuales la capacidad de captura y almacenamiento de C de los suelos de los bosques de frondosas

y coníferas estudiados no parece presentar grandes diferencias, ante un futuro escenario de calentamiento global dicha capacidad podría verse alterada en mayor medida en los suelos bajo bosques de caducifolias debido fundamentalmente a la menor resiliencia ante posibles variaciones térmicas que presenta su materia orgánica, lo que podría derivar en un mayor descenso en sus reservas de C edáfico y, por tanto, en una modificación sustancial de la capacidad de actuar como sumideros estables de C al compararla con la de los suelos bajo ecosistemas de perennifolias.







## 6 .Referencias Bibliográficas



## 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKER, S. A., HALPERN, C. B., HARMON, M. E. y DYRNESS, C. T. (2002) Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiology* 22, 213-217.
- AGUILERA, S. M. (2000) Importancia de la protección de la materia orgánica en suelos. *Simposio Proyecto Ley Protección de Suelo. Boletín* 14, 77-85.
- ÅGREN, G.I. y BOSATTA, E. (1987) Theoretical analysis of the long-term dynamics of carbon and nitrogen in soils. *Ecology* 68, 1181-1189.
- ÅGREN, G.I. y BOSATTA, E. (2002) Reconciling differences in predictions of temperature response of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 129-132.
- ALARCÓN-GUTIÉRREZ, E., FLOCH, C., ZIARELLI, F., ALBRECHT, R., LE PETIT, J., AUGUR, C. y CRIQUET, S. (2008) Characterization of a Mediterranean litter by <sup>13</sup>C CPMAS NMR: relationships between litter depth, enzyme activities and temperature. *European Journal of Soil Science* 59 (3), 486-495.
- ALBAN, D.H. (1982) Effects of nutrient accumulation by aspen, spruce and pine on soil properties. *Soil Science Society of America* 46, 853-861.
- ALMENDROS, G., DORADO, J., GONZÁLEZ-VILA, F.J., BLANCO, M.J. y LANKES, U. (2000) <sup>13</sup>C CNM assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrub biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 793-804.
- ÁLVAREZ, R. y ÁLVAREZ, C.R. (2000) Soil organic matter pools and their associations with carbon mineralization kinetics. *Soil Science Society of America Journal* 64, 184-189.
- ÁLVAREZ-RODRÍGUEZ, E., MONTERROSO, C. y FERNÁNDEZ, M.L. (2000) Fraccionamiento de aluminio en suelos de Galicia bajo distintas especies forestales. *Edafología* 7(3), 185-195.
- ANDERSON, J.M. (1973) Carbon dioxide evolution from two temperate deciduous woodland soils. *Journal of Applied Ecology* 10, 361-378.



- ANDREN, O. y PAUSTIAN, K. (1987) Barley straw decomposition in the field: a comparison of models. *Ecology* 68(5), 1190-1200.
- ARNOLD, K., MILSSON, M., HANELL, B., WESLIEN, P. y KLEMEDTSSON, L. (2005) Fluxes of CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O from drained organic soils in deciduous forests. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1059-1071.
- ARNDT, D.S., BARINGER, M.O. y JOHNSON, M.R. (2010) State of the Climate in 2009. *Bulletin of American Meteorological Society* 91(7), 1-224.
- ARRHENIUS, S. (1889) Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. *Zeitschrift für Physikalisch Chemie* 4, 226-248.
- ARROUAYS, D., BALESSENT, J., MARIOTTI, A. y GIRARDIN, C. (1995) Modelling organic carbon turnover in cleared temperate forest soils converted to maize cropping by using <sup>13</sup>C natural abundance measurements. *Plant and Soil* 173, 191-196.
- ARSUAGA J.L. y MARTÍNEZ I. (1998) La especie elegida. *Temas de Hoy*, 342 pp.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D. y ROTHE, A. (2002) Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* 59, 233-253.
- BALBOA, M.A., RODRÍGUEZ-SOALLEIRO, R., ÁLVAREZ-GONZÁLEZ, J.G. y MERINO, A. (2004) Temporal variations and distribution of C stocks in above-ground tree biomass of *Pinus radiata* and *Pinus pinaster* pure stands under different silvicultural alternatives. International IUFRO Conference on sustainable harvest scenarios in forest management, Talé, Slovakia, September 2004.
- BALBOA, M. (2005) Biomasa arbórea y estabilidad nutricional de los sistemas forestales de *Pinus pinaster*, *Eucalyptus globulus* y *Quercus robur* en Galicia. Tesis doctoral, Universidad de Santiago de Compostela. 251 pp.
- BALBOA-MURIAS, M.A., RODRIGUEZ-SOALLEIRO, R., MERINO, A. y ALVAREZ-GONZÁLEZ, J.G. (2006a). Temporal variations and distribution of carbon stocks in aboveground biomass of radiata pine and maritime pine stands under different silvicultural alternatives. *Forest Ecology and Management* 237, 29-38.
- BALBOA M., ROJO A., ÁLVAREZ J.G. y MERINO A. (2006b). Carbon and nutrient stocks in mature *Quercus robur* L. stands in NW Spain. *Annals of Forest Science* 63, 557-565.

- BALDOCK, J.A., OADES, J.M., WATERS, A.G., PENG, X., VASSALLO, A.M. y WILSON, M.A. (1992) Aspects of the chemical structure of soil organic materials as revealed by solid-state  $^{13}\text{C}$  NMR spectroscopy. *Biogeochemistry* 16, 1-42.
- BALDOCK, J.A. y PRESTON, C.M. (1995) Chemistry of carbon decomposition processes in forests as revealed by solid-state Carbon-13 nuclear magnetic resonance. En: *Carbon Forms and Function in Forest Soils* (MCFEE, W.W. y KELLY, J.M. eds). Soil Science Society of America, Madison, USA, pp. 89-117.
- BALDOCK, J.A., OADES, J.M., NELSON, P.N., SKENE, T.M., GOLCHIN, A. y CLARKE, P. (1997) Assessing the extent of decomposition of natural organic materials using solid-state  $^{13}\text{C}$  NMR spectroscopy. *Australian Journal of Soil Research* 35(5), 1061-1084.
- BALESDENT, J., GIARDINA, C. y MARIOTTI, A. (1993) Site-related  $\delta^{13}\text{C}$  of tree leaves and soil organic matter in a temperate forest. *Ecology* 74, 1713-1721.
- BALESDENT, J. y BALABANE, M. (1996) Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 1261-1263.
- BATTLE, M., BENDER, M., TANS, P.P., WHITE, J.W.C., ELLIS, J.T., CONWAY, T., y FRANCEY, R.J. (2000) Global carbon sinks and their variability, inferred from atmospheric  $\text{O}_2$  and  $\delta^{13}\text{C}$ . *Science* 287, 2467-2470.
- BAUHUS, J., PARÉ, D. y CÔTÉ, L. (1998) Effects of tree, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1077-1089.
- BERG, B. y McCLAUGHERTY, C. (1989) Nitrogen and phosphorus release from decomposing litter in relation to the disappearance of lignin. *Canadian Journal of Botany* 67, 1148-1156.
- BERG, B. y McCLAUGHERTY, C. (2008) *Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 340 pp.
- BERNOUX, M., CERRI, C.C., NEILL, C. y DE MORAES, J.F.L. (1998) The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. *Geoderma* 82, 43-58.
- BIASI, C., RUSALIMOVA, O., MEYER, H., KAISER, C., WANEK, W., BARSUKOV, P., JUNGER, H. y RICHTER, A. (2005) Temperature-dependent shift from labile to recalcitrant carbon

- sources of arctic heterotrophs. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 9, 1401-1408.
- BINKLEY, D. y VALENTINE, D. (1991) Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine, and Norway spruce in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management* 40, 13-25.
- BINKLEY, D. (1995) The influence of tree species on forest soils processes and patterns. En: *Proceeding of the Trees and Soil Workshop* (MEAD, D.J. y CORNFORTH I.S., eds.). Lincoln University, 1994. Agronomy Society of New Zealand Special Publication Number 10, Lincoln University Press, Canterbury, New Zealand. pp. 1-33.
- BINKLEY, D. y GIARDINA, C. (1998) Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42, 89-106.
- BINKLEY, D. y MENYAILO, O. (2005) Gaining insights on the effects of trees on soils. En: *Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change* (BINKLEY, D. y MENYAILO, O., eds.). Springer, Nueva York, pp. 1-16.
- BIRD, M.I. y POUSAI, P. (1997) Variations of  $\delta^{13}\text{C}$  in the surface soil organic carbon pool. *Global Biogeochemical Cycle* 11, 313-322.
- BLANCO, A. y RUBIO, A. (1996) *Caracterización del hábitat edáfico de los castaños de Navarra*. Comunicaciones del IV Congreso de la Sociedad Española de la Ciencia del Suelo, 333-338. Lérida.
- BOL, R., BOLGER, T., CULLY, R., LITTLE, D. (2003) Recalcitrant soil organic materials mineralize more efficiently at higher temperatures. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 166, 300-307.
- BORKEN, W., XU, Y.J., BRUMME, R. y LAMERSDORF, N. (1999) A climate change scenario for carbon dioxide and dissolved organic carbon fluxes from a temperate forest soil: drought and rewetting effects. *Soil Science Society of America Journal* 63, 1848-1855.
- BOSATTA, E. y ÅGREN, G.I. (1999) Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1889-1891.
- BOSTRÖM, B., COMSTEDT, D. y EKBLAD, A. (2007) Isotope fractionation and  $^{13}\text{C}$  enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter. *Oecologia* 153, 89-98.

- BOUDOT, J.P. (1992) Relative efficiency of complexed aluminium, noncrystalline Al hydroxide, allophane and imogolite in retarding the biodegradation of citric acid. *Geoderma* 52, 29-39.
- BOUTTON, T.W., ARCHER, S.R., MIDWOOD, A.J., ZITZER, S.F. y BOL, R. (1998)  $\delta^{13}\text{C}$  values of soil organic carbon and their use in documenting vegetation change in a subtropical savanna ecosystem. *Geoderma* 82, 5-41.
- BRAVO, F., FERNÁNDEZ, M.J., BOGINO, S., SEGUR, M., BRAVO-OVIEDO, A. y ORDÓÑEZ, C. (2007). Bosques y gestión forestal, ¿una solución al cambio climático?. En: *El papel de los bosques españoles en la mitigación del cambio climático*. Fundación Gas Natural, Barcelona, 315 pp.
- BREMNER, J. M. (1965a) Inorganic forms of nitrogen. En: *Methods of soil analysis. Vol. II. Chemical and microbiological properties* (BLACK, C. A., EVANS, D. D., ENSMINGER, L. E. y CLARK, F. E., eds.). American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. pp. 1179-1237.
- BREMNER, J. M. (1965b) Nitrogen availability indexes. En: *Methods of soil analysis. Vol. II. Chemical and microbiological properties* (BLACK, C. A., EVANS, D. D., ENSMINGER, L. E. y CLARK, F. E., eds.). American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 1324-1345.
- BROWN S., SATHAYE J., CANNELL M. y KAUPPI, P.E. (1996) *Mitigation of carbon emissions to the atmosphere by forest management*. Commonwealth Forestry Review U. K. 75(1), pp. 80-91.
- BRÜGGEMANN, N., ROSENKRANZ, P., PAPEN, H., PILEGAARD, K. y BUTTERBACH-BAHL, K. (2005) Pure stands of temperate forest tree species modify soil respiration and N turnover. *Biogeosciences Discussions* 2, 303-331.
- CABANEIRO, A., FERNANDEZ, I., VENTURA-PÉREZ, L. y CARBALLAS, T. (2008) Soil CO<sub>2</sub> emissions from Northern Andean Páramo ecosystems: effects of fallow agriculture. *Environmental Science and Technology* 42, 1405-1415.
- CABANEIRO, A. y FERNANDEZ, I. (2009) Testemuño Isotópico ( $^{13}\text{C}$ ) do Cambio Global en Galicia. En: *Evidencias e Impactos do Cambio Climático en Galicia* (PÉREZ-MUÑOZURI,

- V., FERNANDEZ, M. y GOMEZ, J. L., eds.). Consellería de Medio Ambiente e Desenvolvemento Sostible, Xunta de Galicia, Santiago de Compostela, pp. 229-245.
- CAMPBELL, J.L., RUSTAD, L.E., BOYER, E.W., CHRISTOPHER, S.F., DRISCOLL, C.T., FERNANDEZ, I.J., GROFFMAN, P.M., HOULE, D., KIEKBUSCH, J., MAGILL, A.H., MITCHELL, M.J. y OLLINGER, S.V. (2009) Consequences of climate change for biogeochemical cycling in forests of northeastern North America. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 264-284.
- CANADELL, J.G., LE QUÉRÉ, C., RAUPACH, M.R., FIELD, C.B., BUITENHUIS, E.T., CIAIS, P., CONWAY, T.J., GILLETT, N.P., HOUGHTON, R.A. y MARLAND, G. (2007a) Contributions to accelerating atmospheric CO<sub>2</sub> growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 18866–18870.
- CANADELL, J.G., PATAKI, D.E., GIFFORD, R., HOUGHTON, R.A., LUO, Y., RAUPACH, R., SMITH, P. y STEFFEN, W. (2007b) Saturation of the Terrestrial Carbon Sink. En: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World* (CANADELL, J.G., PATAKI, D. y PITELKA, L., eds.). The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 59-78.
- CANADELL, J.G. y RAUPACH, M.R. (2008) Managing Forests for Climate Change Mitigation. *Science* 320, 1456-1457.
- CANADELL, J.G., CIAIS, P., DHAKAL, S., DOLMAN, H., FRIEDLINGSTEIN, P., GURNEY, K.R., HELD, A., JACKSON, R.B., LE QUÉRÉ, C., MALONE, E.L., OJIMA, D.S., PATWARDHAN, A., PERERS, G.P. y RAUPACH, M.R. (2010) Interactions of the carbon cycle, human activity, and the climate system: a research portfolio. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2, 301-311.
- CAREY, E., SALA, A., KEANE, R. y ALLAWAY, R.M.C. (2001) Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Global Change Biology* 7, 339-344.
- CARLYLE, J.C. y BA THAN, U. (1988) Abiotic controls of soil respiration beneath an 18-year-old *Pinus radiata* stand in South-Eastern Australia. *Journal of Ecology* 76, 654-662.
- CARRASCO, B. (2008) *Efecto del tratamiento selvícola sobre la dinámica de la materia orgánica edáfica. Implicaciones en el cambio Global*. Tesina de Licenciatura, Universidade de Santiago de Compostela, 127 pp.

- CHAPIN, F. S. III., MATSON, P. A y MOONEY, H. A. (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Nueva York, 398 pp.
- CHARRO, E., GALLARDO, J.F. y MOYANO, A. (2010) Degradability of soils under oak and pine in Central Spain. *European Journal of Forest Research* 129, 83-91.
- CHAUI-BERLINCK, J.G., ALVES, L.H., NAVAS, C.A. y BICUDO, J.E.P.W. (2002) Temperature effects on energy metabolism: a dynamic system analysis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B Biological Sciences* 269,15-19.
- CIAIS, P., TANS, P.P., TROLIER, M., WHITE, J.W.C. y FRANCEY, R.J. (1995) A large northern-hemisphere terrestrial CO<sub>2</sub> sink indicated by the C-13/C-12 ratio of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Science* 269, 1098-1102.
- COMPTON, J. E., CHURCH, M. R., LARNED, S. T. y HOGSETT, W.E. (2003) Nitrogen export from forested watersheds in the Oregon Coast Range: The role of N<sub>2</sub>-fixing red alder. *Ecosystems* 6, 773-785.
- CONANT, R.T., RYAN, M.G., ÅGREN, G.I., BIRGE, H.E., DAVIDSON, E.A., ELIASSON, P.E., EVANS, S.E., FREY, S.D., GIARDINA, C.P., HOPKINS, F.M., HYVONEN, R., KIRSCHBAUM, M.U.F., LAVALLEE, J.M., LEIFELD, J., PARTON, W.J., STEINWEG, J.M., WALLENSTEIN, M.D., WETTERSTEDT, J.A.M. y BRADFORD, M.A. (2011) Temperature and soil organic matter decomposition rates-synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology* 17, 3392-3404.
- CONNIN, S.L., FENG, X. y VIRGINIA, R.A. (2001) Isotopic discrimination during long-term decomposition in an arid land ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 41-51.
- CORBEELS, M. (2001) Plant Litter and Decomposition: General Concepts and Model approaches. *New Workshop Proceedings* 18-20 .
- CÔTÉ, L., BROWN, S., PARE, D., FYLES, J. y BAUHUS, J. (2000) Dynamics of carbon and nitrogen mineralisation in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixewood. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1079-1090.
- COÛTEAUX, M.M., McTIERNAN, K.B., BERG, B., SZUBERLA, D., DARDENNE, P. y BOTTNER, P. (1998) Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 583-595.



- COÛTEAUX, M-M., ALOUI, A. y KURZ-BESSON, C. (2002) *Pinus halepensis* litter decomposition in laboratory microcosms as influenced by temperature and a millepede, *Glomeris marginata*. *Applied Soil Ecology* 20, 85-96.
- CROW, S.E., LAJTHA, K., FILLEY, T.R., SWANSTON, C.W., BOWDEN, R.D. y CALDWELL, B.A. (2009) Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: implications for global change. *Global Change Biology* 15, 2003-2019.
- CRUTZEN, P.J. y STOERMER, E.F. (2000) The Anthropocene. *Global Change Newsletter* 41, 17-18.
- CURIEL-YUSTE, J., JANSSENS, I.A., CARRARA, A. y CEULEMANS, R. (2003) Strong relation between deciduousness and annual  $Q_{10}$  of soil respiration in a mixed temperate forest. *Global Change Biology* 10, 161-169.
- CURIEL-YUSTE, J., JANSSENS, I.A., CARRARA, A. y CEULEMANS, R. (2004) Annual  $Q_{10}$  of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* 10, 161-169.
- CURIEL-YUSTE, J., BALDOCCHI, D.D., GERSHENSON, A. y GOLDSTEIN, A. (2007) Microbial soil respiration and its dependence on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology* 13, 1-18.
- CURIEL-YUSTE, J., MA, S. y BALDOCCHI, D.D. (2010) Plant-soil interactions and acclimation to temperature of microbial-mediated soil respiration may affect predictions of soil  $CO_2$  efflux. *Biogeochemistry* 98, 127-138.
- DAI, X.Y., PING, C.L., CANDLER, R.L., HAUMAIER, L. y ZECH, W. (2001) Characterization of soil organic fractions in Tundra soils in Arctic Alaska by Carbon-13 nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Soil Science Society of America Journal* 65, 87-93.
- DALIAS, P., ANDERSON, J., BOTTLNER, P. y COÛTEAUX, M. (2001a) Temperature responses of carbon mineralization on conifer forest soils from different regional climates incubated under standard laboratory conditions. *Global Change Biology* 6, 181-192.
- DALIAS, P., ANDERSON, J., BOTTLNER, P. y COÛTEAUX, M. (2001b) Long-term effects of temperature on carbon mineralization processes. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 1049-1057.



- DAVIDSON, E.A., BELK, E. y BOONE, R.D. (1998) Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology* 4, 217-227.
- DAVIDSON, E.A. y JANSSENS, I.A. (2006) Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440, 165-173.
- DESAI, A.R., BOLSTAD, P.V., COOK, B.D., DAVIS, K.J. y CAREY, E.V. (2005) Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. *Agricultural Forest Meteorology* 128, 33-55.
- DÍAZ-MAROTO, I.J., VILA-LAMEIRO, P. y SILVA-PANDO, P. (2005) Autoecology of Oaks (*Quercus robur* L.) in Galicia, Spain. *Annals of Forest Science* 62, 737-749.
- DÍAZ-MAROTO, I. y VILA-LAMEIRO, P. (2007) Natural forests of *Quercus robur* L. in northwest Spain-main properties of soils. *Polish Journal of Ecology* 55, 401-404.
- DÍAZ-PINÉS, E., RUBIO, A., VAN MIEGROET, H., MONTES, F. y BENITO, M. (2011) Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management* 262, 1895-1904.
- DIEZ-LÁZARO, J., KIDD, P. y MONTERROSO, C. (2002) Biodisponibilidad de metales en suelos y acumulación en plantas en el área de Trás-os-montes (NE Portugal): influencia del material original. *Edafología* 9(3), 313-328.
- DIJKSTRA, F.A. y SMITS, M.M. (2002) Tree species effects on calcium cycling: the role of calcium uptake in deep soils. *Ecosystems* 5, 385-398.
- DIJKSTRA, F.A., VAN BREEMEN, N., JONGMANS, A.G., DAVIES, G.R. y LIKENS, G.E. (2003) Calcium weathering in forested soils and the effect of different tree species. *Biogeochemistry* 62, 253-275.
- DOERR, S.H., SHAKESBY, R.A. y WALSH, R.P.D. (2000) Soil water repellency: its causes, characteristics and hydro-geomorphological significance. *Earth-Science Reviews* 51, 33-65.
- DORAN, J.W., MIELKE, I.N. y POWER, J.F. (1991) Microbial activity as regulated by soil waterfilled pore space. En: *Ecology of Soil Microorganisms in the Microhabitat Environments, Transactions of the 14th International Congress of Soil Science, Symposium III-3*, pp. 94-99.

- DU, B., LIU, C., KANG, H., ZHU, P., YIN, S., SHEN, G., HOU, J. y ILVESNIEMI, H. (2014) Climatic Control on Plant and Soil  $\delta^{13}\text{C}$  along Altitudinal Transect of Lushan Mountain in Subtropical China: Characteristics and Interpretation of Soil Carbon Dynamics. *Plos One* 9, e86440, 1-8.
- DUARTE, C., ALONSO, S., BENITO, G., DACHS, J., MONTES, C., PARDO, M., RÍOS, A., SIMÓ, R. y VALLADARES, F. (2006) *Cambio global: impacto de la actividad humana sobre el sistema tierra*. CSIC, Madrid, 166 pp.
- DUCHAUFOR, PH. (1977) *Atlas ecológico de los suelos del mundo*. Toray-Masson. Barcelona.
- EDMONDS R.L., THOMAS, T. y RHODES, J. (1991) Canopy and soil modification of precipitation chemistry in a temperate rain forest. *Soil Science Society of America Journal* 55, 1685-1693.
- EDWARDS, C.A. (1998) *Earthworm Ecology*. St. Lucie Press, CRC Press LLC, Nueva York, 426 pp.
- EHLERINGER, J.R., BUCHMANN, N. y Flanagan, L.B. (2000) Carbon isotope ration in belowground carbon cycle processes. *Ecological Applications* 10(2), 412-422.
- EKSCHMITT, K., KANDELER, E., POLL, C., BRUNE, A., BUSCOT, F., FRIEDRICH, M., GLEIXNER, G., HARTMANN, A., KÄSTNER, M., MARHAN, S., MILTNER, A., SCHEU, S. y WOLTERS, V. (2008) Soil-carbon preservation through habitat constraints and biological limitations on decomposer activity. *Plant Nutrition and Soil Science* 171, 27-35.
- ELIASSON, P.E., McMURTRIE, R.E., PEPPER, D.A., STRÖMGREN, M., LINDER, S. y ÅGREN, G.I. (2005) The response of heterotrophic  $\text{CO}_2$  flux to soil warming. *Global Change Biology* 11, 167-181.
- EPA (2010) *Inventory of U.S. Greenhouse Gas Emissions and Sinks: 1990-2008*. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC, U.S.A, 407 pp.
- EPRON, D., FARQUE, L., LUCOT, E. y BADOT, P.M. (1999) Soil  $\text{CO}_2$  efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Annals of Forest Science* 56, 221-226.
- ESTÉVEZ, J., ANDRADE, M.L., MARCET, P. y MONTERO, M.J. (2000) Fijación y movilidad de cadmio y zinc en tres tipos de suelos ácidos de Galicia, España. *Ciencia del Suelo* 18(1), 28-35.

- FABRY, V.J., SEIBEL, B.A., FEELY, R.A. y ORR, J.C. (2008) Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES. Journal of Marine Science* 65, 414-32.
- FAN, S., GLOOR, M., MAHLMAN, J., PACALA, S., SARMIENTO, J., TAKAHASHI, T. y TANS, P. (1998) A Large Terrestrial Carbon Sink in North America Implied by Atmospheric and Oceanic Carbon Dioxide Data and Models. *Science* 282, 442-446.
- FANG, C. y MONCRIEFF, J.B. (2001) The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 155-165.
- FANG, C., SMITH, P., MONCRIEFF, J.B. y SMITH, J.O. (2005) Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* 433, 57-59.
- F.A.O. (1988) *Soil map of the world. Revised legend. World soil resources*. Report 60. Roma, 146pp.
- F.A.O. (2001). *Climate Change and Forests, State of the World Forests*. FAO Corporate Document, 21pp.
- F.A.O (2005) *Global Forest Resource Assessment 2005. Progress toward sustainable forest management*. Rome, 350 pp.
- F.A.O. (2006) *World reference base for soil resources 2006. A framework for international classification, correlation and communication*. Rome, 145 pp.
- FERNANDEZ, I. y CADISCH, G. (2003) Discrimination against <sup>13</sup>C during degradation of simple and complex substrates by two white rot fungi. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 17, 2614-2620.
- FERNANDEZ, I., MAHIEU, N. y CADISCH, G. (2003) Carbon isotopic fractionation during decomposition of plant materials of different quality. *Global Biogeochemical Cycles* 17(3), 1075.
- FERNANDEZ, I., CABANEIRO, A. y GONZÁLEZ-PRIETO, S. (2004) The use of isotopic tracer (<sup>13</sup>C) to monitor soil organic matter transformations caused by heating. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 18, 435-422.
- FERNANDEZ, I., GONZÁLEZ-PRIETO, S.J. y CABANEIRO, A. (2005) <sup>13</sup>C-isotopic fingerprint of *Pinus pinaster* Ait. and *Pinus sylvestris* L. wood related to the quality of standing tree mass in forests from NW Spain. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 19, 3199-3206.

- FERNANDEZ, I., CABANEIRO, A. y GONZÁLEZ-PRIETO, S.J. (2006a) Partitioning CO<sub>2</sub> Effluxes from an Atlantic Pine Forest Soil between Endogenous Soil Organic Matter and Recently Incorporated <sup>13</sup>C-Enriched Plant Material. *Environmental Science and Technology* 40, 2552-2558.
- FERNANDEZ, I., PÉREZ-VENTURA, L., GONZÁLEZ-PRIETO, S.J. y CABANEIRO, A. (2006b) Soil δ<sup>13</sup>C and δ<sup>15</sup>N as a good indicator for predicting the site index of Galician pine forests (*Pinus pinaster* Ait. and *Pinus sylvestris* L.). *Investigación Agraria: Sistemas y recursos forestales* 15, 3-13.
- FERNANDEZ, I., CARRASCO, B. y CABANEIRO, A. (2010a) Comparing the potential carbon mineralization activity of the soil organic matter under two broadleaf autochthonous tree species from the NW of Spain (*Quercus robur* L., *Betula alba* L.). *Forestry Ideas* 16(2), 258-265.
- FERNANDEZ, I., CARRASCO, B. y CABANEIRO, A. (2010b) Exchanges of CO<sub>2</sub> through the soil-atmosphere interphase in broadleaf autochthonous forests from the NW of Spain (*Quercus robur* L. or *Betula alba* L.): intra-annual variations. *Forestry Ideas* 16(2), 250-257.
- FERNANDEZ, I., CARRASCO, B. y CABANEIRO, A. (2012a) Evolution of soil organic matter composition and edaphic carbon effluxes following oak forest clearing for pasture: climate change implications. *European Journal of Forest Research* 131, 1681-1693.
- FERNANDEZ, I., ÁLVAREZ-GONZÁLEZ, J.G., CARRASCO, B., RUÍZ-GONZÁLEZ, A.D. y CABANEIRO, A. (2012b) Post-thinning soil organic matter evolution and soil CO<sub>2</sub> effluxes in temperate radiata pine plantations: impacts of moderate thinning regimes on the forest C cycle. *Canadian Journal of Forest Research* 42, 1-12.
- FERNANDEZ-NUÑEZ, E., RIGUEIRO-RODRÍGUEZ, A. y MOSQUERA-LOSADA, MR.R. (2010) Carbon allocation dynamics one decade after afforestation with *Pinus radiata* D. Don and *Betula alba* L. under two stand densities in NW Spain. *Ecological Engineering*. 35, 876-890.
- FIERER, N., CRAINE, J.M., MCLAUCHLAN, K. y SCHIMEL, J.P. (2005) Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology* 86, 320-326.

- FINÉR, L., MESSIER, C. y DEGRANDPRE, L. (1997) Fine-root dynamics in mixed boreal conifer-broad-leaved forest stands at different successional stages after fire. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 304-314.
- FINÉR, L., HELMISAARI, H.S., LÔHMUS, K., MAJDI, H., BRUNNER, I., BORJA, I., ELDHUSET, T., GODBOLD, D., GREBENC, T., KONÖPKA, B., KRAIGHER, H., MÖTTÖNEN, M.R., OHASHI, M., OLEKSYN, J., OSTONEN, I., URI, V. y VANGUELOVA, E. (2007) Variations in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141,394-504.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D. y VAN BREEMEN, N. (1998a) Canopy tree-soil interactions within temperate forests species effects on pH and cations. *Ecological Applications* 8(2), 447-454.
- FINZI, A.C., VAN BREEMEN, N. y CANHAM, C.D. (1998b) Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* 8, 440-446.
- FLECK, I., GRAU, D., SANJOSE, M. y VIDAL, D. (1996) Carbon isotope discrimination in *Quercus ilex* resprouts after fire and tree-fell. *Oecología* 105, 286-292.
- FOX, T.R., COMERFORD, N.B. y McFEE, W.W. (1990) Phosphorus and aluminium from a spodic horizon mediated by organic acids. *Soil Science Society of America Journal* 54, 1763-1767.
- FRANCEY, R.J., ALLISON, C.F., ETHERIDGE, D.M., TRUDINGER, C.M., ENTING, I.G., LEUENBERGER, M., LANGENFELDS, R.L., MICHEL, E. y STEELE, L.P. (1999) A 1000-year high precision record of  $\delta^{13}\text{C}$  in atmospheric  $\text{CO}_2$ . *Tellus* 51, 170-193.
- FRIEDLI, H., LOTSCHER, H., OESCHGER, H., SIEGENTHALER, U. y STAUFFER, B. (1986) Ice core record of the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratio of atmospheric  $\text{CO}_2$  in the past two centuries. *Nature* 324, 237-238.
- GALLARDO, J.F., MARTÍN, A. y SANTA-REGINA, I. (1998) Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains: aboveground litter production and potential nutrient return. *Annals of Science Forest* 55, 749-769.
- GALLARDO, J.F. y GONZÁLEZ, M.I. (2004) Sequestration of C in a Spanish chestnut coppice. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 1008-1013.

- GALLARDO, J.F. y MERINO, A. (2007) El ciclo del carbono y la dinámica de los sistemas forestales. En: *El papel de los bosques españoles en la mitigación del cambio climático*. Fundación Gas Natural, Barcelona, 315 pp.
- GARCÍA-RODEJA, E. (1983) *Componentes no Cristalinos en Suelos de Galicia. Distribución, Naturaleza y Propiedades*. Tesis Doctoral, Universidade de Santiago de Compostela, 588 pp.
- GARCÍA-RODEJA, F. y MACÍAS, F. (1985) Materiales de bajo grado de orden (imogolita y geles aluminicos) en alteraciones y suelos podsólicos derivados de rocas graníticas de Galicia. *Cuaderno Laboratorio Xeolóxico de Laxe Coruña* 10, 191-208.
- GÄRDENÄS, A.I. (1998) Soil organic matter in European forest floors in relation to stand characteristics and environmental factors. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13, 274-283.
- GARTEN, C.T., COOPER, L.W., POST, W.M. y HANSON, P.J. (2000) Climate controls on forest soil C isotope ratios in the southern Appalachian Mountains. *Ecology*, 81, 1108-1119.
- GERKE, J., RÖMER, W. y JUNGK, A. (1994) The excretion of citric and malic acid by proteoid roots of *Lupinus albus* L.; effects on soil solutions concentrations of phosphate, iron, and aluminum in the proteoid rhizosphere in samples of an Oxisol and a Luvisol. *Z Pflanzenernähr Boden* 157, 289-294.
- GERKE, J., BEISSNER, L. y RÖMER, W. (2000) The quantitative effect of chemical phosphate mobilization by carboxylate anions on P uptake by a single root. I. The basic concept and determination of soil parameters. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163, 207-212.
- GIARDINA, C.P. y RYAN, M.G. (2000) Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* 404, 858-861.
- GIARDINA, C.P., BINKLEY, D., RYAN, M.G., FOWNES, J.H. y SENOCK, R.S. (2004) Bellowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecología* 139, 545-550.
- GLEIXNER, G., DANIER, H-J., WERNER, R.A. y SCHMIDT, H.L. (1993) Correlations between the <sup>13</sup>C Content of Primary and Secondary Plant Products in Different Cell



- Compartments and That in Decomposing Basidiomycetes. *Plant Physiology* 102, 1287-1290.
- GLOBAL CARBON PROJECT (2003) *The Science Framework and Implementation*. (Canadell, J.G., Dickson, R., Raupach, M. y Young, O., eds.). Earth System Science Partnership (ESS) Report No. 1. Global Carbon Project Report No. 1, Canberra, 69 pp.
- GLOBAL CARBON PROJECT (2011) *Carbon Budget 2010*. [<https://www.globalcarbonproject.org/carbonbudget> (24/05/2012)].
- GLOBAL CARBON PROJECT (2011) *Carbon budget and trends 2010*. [<http://www.globalcarbonproject.org/carbonbudget> (24/07/2012)].
- GONZÁLEZ, R. (2011) *Impacto de los incendios forestales en la materia orgánica. La composición de la fracción lipídica como índice del grado de recuperación de suelos quemados*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, 206 pp.
- GONZÁLEZ-PÉREZ, M., MILOR, I. D., CONALGO, L.A., MARTÍN-NETO, L. y MELO, W.J. (2007) A laser-induced fluorescence spectroscopic study of organic matter in a Brazilian Oxisol under different tillage systems. *Geoderma* 138, 20-24.
- GONZÁLEZ-PRIETO, S.J., CABANEIRO, A., CASTRO, A., VILLAR, M.C., MARTÍN, A. y CARBALLAS, T. (1999) Obtainment of a carbon-13-, nitrogen-15-labelled burnt soil. *Biology Fertility Soils* 29, 434-436.
- GOULDEN, M.L., MUNGER, J.W., FAN, S.-M., DAUBE, S. y WOFSY, C. (1996) Measurement of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation accuracy. *Global Change Biology* 2, 169-182.
- GOWER, S.T. y SON, Y. (1992) Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations. *Soil Science Society of America Journal* 56, 1959-1966.
- GRANIER, A., CESCHIA, E., DAMESIN, C., DUFRÈNE, E., EPRON, D., GROSS, P., LEBAUDE, S., LE DANTEC, V., LE GOFF, N., LEMOINE, D., LUCOT, E., OTTORINI, J.M., PONTAILLER, J.Y. y SAUGIER, B. (2000) The carbon balance of a young beech forest. *Functional Ecology* 14, 312-325.
- GUITIÁN, F. y CARBALLAS, T. (1976) *Técnicas de análisis de suelos*. Pico Sacro, Santiago de Compostela, 288 pp.



- GUNTIÑAS, M.E. (2009) *Influencia de la temperatura y de la humedad en la dinámica de la materia orgánica de los suelos de Galicia y su relación con el cambio climático*. Tesis Doctoral, Universidade de Santiago de Compostela, 735 pp.
- HAGEN-THORN, A., CALLESEN, I., ARMOLAITIS, K. y NIHLGARS, B. (2004) The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology and Management* 195(3), 373-384.
- HALLIDAY, J.C., TATE, K.R., MCMURTRIE, R.E. y SCOTT, N.A. (2003) Mechanisms for changes in soil carbon storage with pasture to *Pinus radiata* land-use change. *Global Change Biology* 4, 1294-1308.
- HANSON, R.J., WULLSCHLEGER, S.D., BOHLMAN, S.A. TOOD, D.E. (1993) Seasonal and topographic patterns of forest floor CO<sub>2</sub> efflux from upland oak forest. *Tree Physiology* 13, 1-15.
- HANSON, K., OLSSON, B., OLSSON, M. JOHANSSON, y BERGGREN, D. (2011) Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden. *Forest Ecology and Management* 262, 522-530.
- HARMON, M. E., FERRERLL, W. K. y FRANKLIN, J. F. (1990) Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science* 247, 699-702.
- HARRIS, R.F. (1981) Effect of water potential on microbial growth and activity. En: *Water potential relations in soil microbiology* (PARR, J.F., GARDNER, W.R. y ELLIOT, L.F. , eds.) ASA-SSSA, Madison, WI, USA, pp 23-95.
- HEMPFLING, R. SIMMLEIT, N. y SCHULTEN, H.R. (1991) Characterization and chemodynamics of plant constituents during maturation, senescence and humus genesis in spruce ecosystems. *Biogeochemistry* 13, 27-60.
- HOBBIE, S.E. (1992) Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 336-339.
- HOBBIE, S.E., OGDahl, M., CHOROVER, J., CHADWICK, O.A., OLEKSYN, J., ZYTKOWIAK, R. y REICH, P.B. (2007) Tree Species Effects on Soil Organic Matter Dynamics: The Role of Soil Cation Composition. *Ecosystems* 10, 999-1018.
- HOLTERMANN, C. (1996) A transportable system for the on-line-measurement of NO<sub>x</sub> (NO, NO<sub>2</sub>)-emission from soils. *Die Bodenkultur* 47, 235-244.

- HOMANN, P.S., KAPCHINSKE, J.S y BOYCE, A. (2007) Relations of mineral-soil C and N to climate and texture: regional differences within the conterminous USA. *Biogeochemistry* 85, 303-316.
- HONEYSETT, J.L. y RATKOWSKY, D.A. (1989) The use of ignition loss to estimate bulk density of forest soils. *Journal of Soil Science* 40, 299-308.
- HOWARD, D.M. y HOWARD, P.J.A. (1993) Relationships between CO<sub>2</sub> evolution, moisture content and temperature for a range of soil types. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 1537-1546.
- IPCC (1996) Climate change impacts on forests. En: *Climate change 1995: Impacts Adaptations and Mitigation of Climate Change: scientific Technical analyses* (Watson, R.T., Zinyowera, M.C., Moss, R.H. eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 879 pp.
- IPCC (2001) *Third Assessment Report: Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, Nueva York, 881 pp.
- IPCC (2006) *Directrices del IPCC de 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero, Vol. 4*. IGES, Japón, 25 pp.
- IPCC (2007) *Fourth Assessment Report: Climate Change 2007*. Geneva, Switzerland, 104 pp.
- IPCC (2014) *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IRVINE, J., LAW, B. E. y HIBBARD, K. A. (2004) Postfire carbon pools and fluxes in semiarid ponderosa pine in Central Oregon. *Global Change Biology* 13, 1748-1760.
- JACKSON, M.L. (1964) *Análisis químico de suelos*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, España, 662 pp.
- JACOB, M., VIEDENZ, K., POLLE, A. y THOMAS, F.M. (2010) Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*). *Oecología* 164, 1083-1094.
- JANDL, R., LINDNER, M., VESTERDAL, L., BAUWENS, B., BARITZ, R., HAGEDORN, F., JOHSON, D.W., MINKKINEN, K. y BYRNE, K.A. (2007) How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137, 253-268.
- JANISH, J. E. y HARMON, M. E. (2002) Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. *Tree Physiology* 22, 77-89.

- JANSSENS, I.A., MEIRESONNE, L. y CEULEMANS, R. (2000) Mean soil CO<sub>2</sub> efflux from a mixed forest: temporal and spatial integration. En: *Forest Ecosystem Modelling, Upscaling and Remote Sensing*. (CEULEMANS, R., VEROUSTRAETE, F., GOND, V. y VAN RENSBERGEN, J., eds.) SPB Academic Publishing, The Hague, pp, 19-33.
- JANSSENS, I.A., LANKREIJER, H., MATTEUCCI, G., KOWALSKI, A.S., BUCHMANN, N., EPRON, D., PILEGAARD, K., KUTSCH, W., LONDOZ, B., GRÜNWALD, T., MONTAGNANI, L., DORE, S., REBMANN, C., MOORS, E.J., GRELE, A., RANNÍK, U., MORGENSTEM, K., OLTCHÉV, S., CLEMENT, R., GUDMUNDSSON, J., MINERBI, S., BERBIGIER, P., IBROM, A., MONCRIEFF, J.B., AUBINET, M., BERNHOFFER, C., JENSEN, N.O., VESALA, T., GRANIER, A., SCHULZE, E.D., LINDROTH, A., DOLMAN, A.J., JARVIS, P.G., CEULEMANS, R. y VALENTINI, R. (2001) Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology* 7, 269-278.
- JANSSENS, I.A. y PILEGAARD, K. (2003) Large seasonal changes in Q<sub>10</sub> of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology* 9, 911-918.
- JARVIS, P., REY, A., PETSIKOS, C., WINGATE, L., RAYMENT, M., PEREIRA, J., BANZA, J., DAVID, J., MIGLIETTA, F., BORGHETTI, M., MANCA, G. y VALENTINI, R. (2007) Drying and wetting of Mediterranean soils stimulates decomposition and carbon dioxide emission: the "Birch effect". *Tree Physiology* 27, 929-940.
- JENNY, H., GESSEL, S.P. y BINGHAM, F.T. (1949) Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science* 68, 419-432.
- JOBÁGY, E. y JACKSON, R.B. (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10, 423-436.
- JONES, D.L. y DARRAH, P.R. (1994) Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant Soil* 166, 247-257.
- JONES, D.L., DARRAH, P.R. y KOCHIAN, L.V. (1996) Critical evaluation of organic acid mediated iron dissolution in the rhizosphere and its potential role in root iron uptake. *Plant Soil* 180, 57-66.
- JONGMANS, A.G., BREEMEN, N., VAN LUNDSTRÖM, U., HEES, P.A.W., VAN FINLAY, R.D., SRINIVASAN, M., UNESTAM, T., GIESLER, R., MELKERUD, P.A. y OLSSON, M. (1997) Rock-eating fungi. *Nature* 389, 682-683.

- KAMPRATH, E.J. (1970) Exchangeable Al as a criterion for liming leached mineral soils. *Soil Science Society of America Proceedings* 34, 252-254.
- KANERVA, S. y SMOLANDER, A. (2007) Microbial activities in forest floor layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1459-467.
- KARHU, K., FRITZE, H., TUOMI, M., VANHALA, P., SPETZ, P., KITUNEN, V. y LISKI, J. (2010) Temperature sensitivity of organic matter decomposition in two boreal forest soil profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 72-82.
- KATTERER, T., REICHSTEIN, M., ANDREN, O. y LOMANDER, A. (1998) Temperature dependence of organic matter decomposition, a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils* 27, 258-262.
- KAVDIR, Y., EKINCI, H., YÜKSEL, O. y MERMUT, A.R. (2005) Soil aggregate stability and  $^{13}\text{C}$  CP/MAS-NMR assessment of organic matter in soils influenced by forest wildfires in Canakkale, Turkey. *Geoderma* 129, 219-229.
- KEELING, R.F., PIPER, S.C. y HEIMANN, M. (1996) Global and hemispheric  $\text{CO}_2$  sinks deduced from changes in atmospheric  $\text{O}_2$  concentration. *Nature* 358, 723-727.
- KEITH, H., JACOBSEN, K.L. y RAISON, R.J. (1997) Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forests. *Plant and Soil* 190, 127-141.
- KINCESH, P., POWLSON, D.S. y RANDALL, E.W. (1995)  $^{13}\text{C}$  NMR studies of organic matter in whole soils: II. A case study of some Rothamsted soils. *European Journal of Soil Science* 46, 139-146.
- KIRA, T. y SIHDEI, T. (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific. *Japanesse Journal of Ecology* 17, 70-87.
- KIRSCHBAUM, M.U.F. (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biogeochemistry* 27, 753-760.
- KIRSCHBAUM, M.U. (2004) Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology* 10, 1870-1877.
- KNICKER, H., ALMENDROS, G., GONZÁLEZ-VILA, F.J., GONZÁLEZ-PÉREZ, J.A. y POLVILLO, O. (2006) Characteristic alterations of quantity and quality of soil organic matter caused

- by forest fires in continental Mediterranean ecosystems: a solid-state  $^{13}\text{C}$  CMR study. *European Journal of Soil Science* 57, 558-569.
- KNOHL, A. KOLLE, O., MINAYEVA, T.Y., MILYUKOVA, I.M., VYGODSKAYA, N.N., FOKEN, M. T. y, SCHULZE, E.D. (2002) Carbon dioxide exchange of a Russian boreal forest after disturbance by wind throw. *Global Change Biology* 8, 231-246.
- KNOHL, A., SCHULZE, E.D., KOLLE, O. y BUCHMANN, N. (2003) Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany. *Agriculture and Forest Meteorology* 118, 151-167.
- KNORR, W., PRENTICE, I. C., HOUSE, J. I. y HOLLAND, E. A. (2005) Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* 433, 298-301.
- KÖGEL-KNABNER, I., ZECH, W. y HATCHER, P.G. (1988) Chemical composition of the organic matter in forest soils, III. The humus layer. *Z Pflanzenernaehr Bodenkd.* 151, 331-340.
- KÖGEL-KNABNER, I., HATCHER, P.G. y ZECH, W. (1990) Decomposition and humification processes in forest soils: implications from structural characterization of forest soil organic matter. *Trans. 14<sup>th</sup> International Congress of Soil Science*, Kyoto, Vol. V, 218-223.
- KÖGEL-KNABNER, I., HATCHER, P.G., TEGELAAR, E.W. y DE LEEUW, J.W. (1992) Aliphatic components of forest soil organic matter as determined by solid-state  $^{13}\text{C}$  NMR and analytical pyrolysis. *The Science of the Total Environment* 113, 89-106.
- KÖGEL-KNABNER, I. (1997)  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  NMR spectroscopy as a tool in soil organic matter studies. *Geoderma* 80, 243-270.
- KÖGEL-KNABNER, I. (2002) The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 139-162.
- KOWALSKI, A. S., LOUSTAU, D., BERBIGIER, P., MANCA, G., TEDESCHI, V., BORGHETTI, M., VALENTINI, R., KOLARI, P., BERNINGER, F., RANNIK, Ü., HARI, P., RAYMENT, M., MENCUCCINI, M., MONCRIEFF, J. y GRACE, J. (2004) Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biology* 10, 1707-1723.

- KRUPA, S. V. (2002) Sampling and physico-chemical analysis of precipitation: a review. *Environmental Pollution* 120, 565-594.
- KUCERA, C.I., y KIRKHAM, D.L. (1971) Soil respiration studies in tall grass prairies in Missouri. *Ecology* 52, 912-915.
- KUTSCH, W.L. y KAPPEN, L. (1997) Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils in the Bornhöved Lake district. II. Modelling the influence of temperature increase on soil respiration and organic carbon content in arable soils under different managements. *Biogeochemistry* 39, 207-224.
- LAL, R., KIMBLE, I., LEVINE, E. y STEWART, B.A. (1995) *Soils and global change*. CRC & Lewis publishers, Boca Raton FL, 440 pp.
- LAL, R. (2005) Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 220, 242-258.
- LAVELLE, P., BIGNELL, D., LEPAGE, M., WOLTERS, V., ROGER, P., INESTON, P., HEAL, O.W. y DHILLON, S. (1997) Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33, 159-193.
- LAVIGNE, M.B., FOSTER, R.J. y GOODINE, G. (2004) Seasonal and annual changes in soils respiration in relation to soil temperature, water potential and trenching. *Tree Physiology* 42, 415-424.
- LAW, B. E., SUN, O.J., CAMPBELL, J., VAN TUYL, S. y THORNTON, P.E. (2003) Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Global Change Biology* 9, 510-524.
- LEE, M.S., NAKANE, K., NAKATSUBO, T., MO, W.O. y KOIZUMI, H. (2002) Effects of rainfall events on soil CO<sub>2</sub> flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecological Research* 17, 401-409.
- LEIFELD, J. y FUHERE, J. (2005) The temperature response of CO<sub>2</sub> production from bulk soils and soil fractions is related to soil organic matter quality. *Biogeochemistry* 75, 433-453.
- LEIRÓS, M.C., TRASAR-CEPEDA, C., SEOANE, S. y GIL-SOTRES, F. (2000) Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of



- European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain): general parameters. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 733-745.
- LELONG, F., DUPRAZ, C., DURAND, P. y DIDON-LESCOT, J.F. (1990) Effects of vegetation type on the biogeochemistry of small catchments (Mont Lozere, France). *Journal of Hydrology* 16, 125-145.
- LE QUÉRÉ, C., RAUPACH, M.R., CANADELL, J.G., MARLAND, G., RAUPACH, M.R., CANADELL, J.G., MARLAND, G., BOPP, L., CIAIS, P., CONWAY, T.J., DONEY, S.C., FEELY, R.A., FOSTER, P., FRIEDLINGSTEIN, P., GURNEY, K., HOUGHTON, R.A., HOUSE, J.I., HUNTINGFORD, C., LEVY, P.E., LOMAS, M.R., MAJKUT, J., METZL, N., OMETTO, J.P., PETERS, G.P., PRENTICE, I.C., RANDERSON, J.T., RUNNING, S.W., SARMIENTO, J.L., SCHUSTER, U., SITCH, S., TAKAHASHI, T., VIOVY, N., VAN DER WERF, G.R. y WOODWARD, F.I. (2009) Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature geosciences* 2, 831-836.
- LEYVAL, C. y BERTHELIN, J. (1991) Weathering of a mica by roots and rhizospheric microorganisms of pine. *Soil Science Society of America Journal* 55, 1009-1016.
- LIN, N. H., LEE, H. M. y CHANG, M. B. (1999) Evaluation of the characteristics of acid precipitation in Taipei, Taiwan using cluster analysis. *Water Air and Soil Pollution* 113, 241-260.
- LISKI, J., ILVESNIEMI, H., MAKELA, A. y WESTMAN, C.J. (1999) CO<sub>2</sub> emissions from soil in response to climate warming are over-estimated - the decomposition of old organic matter is tolerant of temperature. *Ambio* 28, 171-174.
- LIU, Y., YU, G., WANG, Q. y ZHANG, Y. (2014) How temperature, precipitation and stand age control the biomass carbon density of global mature forests. *Global Ecology and Biogeography* 23, 323-333.
- LLOYD, J. y TAYLOR, J.A. (1994) On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology* 8, 315-323.
- LONGDOZ, B., YEMAUX, M. y AUBINET, M. (2000) Soil CO<sub>2</sub> efflux measurements in a mixed forest: impact of chamber disturbances, spatial variability and seasonal evolution. *Global Change Biology* 6, 907-917.
- LORENZ, K., PRESTON, C., RASPE, S., MORRISON, I.K. y FEGER, K.H. (2000) Litter decomposition and humus characteristics in Canadian and German spruce



- ecosystems: information from tannin analysis and  $^{13}\text{C}$  CPMAS NMR. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 779-792.
- LOUSIER, J. D. y PARKINSON, D. (1978) Chemical element dynamics in decomposing leaf litter. *Canadian Journal of Botany* 56, 2795-2812.
- LOVETT, G. M., WEATHERS, K. C. y ARTHUR, M.A. (2002), Control of nitrogen loss from forested watersheds by soil carbon:nitrogen ratio and tree species composition. *Ecosystems* 5, 712-718.
- LUSK, C.H., DONOSO, C., JIMÉNEZ, M., MOYA, C., OYARDE, G., REINOSO, R., SALDAÑA, A., VILLEGAS, P. y MATUS, F. (2001) Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas. *Revista Chilena de Historia Natural* 74, 705-710.
- LUYSSAERT, S., SCHULZE, E.D., BÖRNER, A., KNOHL, A., HESSENMÖLLER, D., LAW, B.E., CIAIS, P. y GRACE, J. (2008) Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature Letters* 445, 213-215.
- MA, Z. y MIYASAKA, S.C. (1998) Oxalate exudation by taro in response to Al. *Plant Physiology* 118, 861-865.
- MACÍAS, F., CALVO DE ANTA, R., RODRÍGUEZ, L., VERDE, R., PENA, X. y CAMPS, M. (2004) El sumidero de carbono de los suelos de Galicia. *Edafología* 11(3), 341-376.
- MACKO, A. y ESTEP, M.L.F. (1984) Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic composition of organic matter. *Organic Geochemistry* 6, 787-790.
- MAGNANI, F., MENCUCCINI, M., BORGHETTI, M., BERBIGIER, P., BERNINGER, F., DELZON, S., GRELLE, A., HARI, P., JARVIS, P., KOLARI, P., KOWALSKI, A.S., LANKREIJER, H., LAW, B.E., LINDROTH, A., LOUSTAU, D., MANCA, G., MONCRIEFF, J.B., RAYMENT, M., TEDESCHI, V. VALENTINI, R. y GRACE, J. (2007) The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* 447, 848-851.
- MALHI, Y., BALDOCCHI, D.D. y JARVIS, P.G. (1999) The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* 22, 715-740.
- MARESCHAL, L., BONNAUD, P., TURPAULT, M.P. y RANGER, J. (2010) Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: an unusual pattern. *European Journal of Soil Science* 61, 14-23.

- MARIN-SPIOTTA, E., SWANSTON, C.W., TORN, M.S., SILVER, W.L. y BURTON, S.D. (2008) Chemical and mineral control of soil carbon turnover in abandoned tropical pastures. *Geoderma*, 143, 49-62.
- MARSCHNER, H. y RÖMHELD, V. (1994). Strategies of plants for acquisition of iron. *Plant Soil* 165, 261-274.
- MARSCHNER, B., BRODOWSKI, S., DREVES, A., GLEIXNER, G., GUDE, A., GROOTES, P.M., HAMER, U., HEIM, A., JANDL, G., JI, R., KAISER, K.M., KALBITZ, K., KRAMER, C., LEINWEBER, P., RETHMEYER, J., SCHÄFFER, A., SCHMIDT, M.W.I., SCHWARK, L. y WIESENBERG, G.L.B. (2008) How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 91-110.
- MARY, B., MARIOTTI, A. y MOREL, J.L. (1992) Use of  $^{13}\text{C}$  variations at natural abundance for studying the biodegradation of root mucilage, roots and glucose in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1065-1072.
- MATAIX-SOLERA, J. y DOERR, S.H. (2004) Hydrophobicity and aggregate stability in calcareous topsoils from fire-affected pine forests in southeastern Spain. *Geoderma* 118, 77-88.
- McLAUCHLAND, K.K. y HOBBIE, S.E. (2004) Comparison of labile soil organic matter fractionation techniques. *Soil Science Society Of America Journal* 68, 1616-1625.
- MELILLO, J.M., ABER, J.D., LINKINS, A.E., RICCA, A., FRY, B. y NADELHOFFER, K.J. (1989) Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic matter. En: *Ecology of Arable Lands* (CLARHOLM, M. y BERGSTROM, L., eds.). Kluwer Academic Publ., Dordrech, the Netherlands, pp. 53-62.
- MENYAILO, O.V., HUNGATE, B.A. y ZECH, W. (2002a) The effect of single tree species on soil microbial activities related to C and N cycling in the Siberian artificial afforestation experiment—Tree species and soil microbial activities. *Plant Soil* 242, 183-196.
- MENYAILO, O.V., HUNGATE, B.A. y ZECH, W. (2002b) Tree species mediated soil chemical changes in a Siberian artificial afforestation experiment—Tree species and soil chemistry. *Plant Soil* 242, 171-182.
- MERINO, A., GEY, M.P. y MARTINEZ CORTIZAS, A. (1991) Propiedades de los suelos desarrollados sobre argilitas de Gipuzkoa. *MUNIBE, Ciencias Naturales* 43, 73-83.

- MERINO, A., PÉREZ-BATALLÓN, P. y MACÍAS, F. (2004) Responses of soil organic matter and greenhouse gas fluxes to soil management and land use changes in a humid temperate region of southern Europe. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 917-925.
- MERINO, A., BALBOA, M., RODRÍGUEZ-SOALLEIRO, R. y ÁLVAREZ GONZÁLEZ, J.G. (2005) Nutritional stability of fast-growing forest plantations in northern Spain. *Forest Ecology and Management* 207, 325-339.
- MICHALAK A.M., JACKSON R.B., MARLAND G., SABINE C.L. y the CARBON CYCLE SCIENCE WORKING GROUP (2011) *A.U.S. Carbon Cycle Science Plan*. University Corporation for Atmospheric Research, U.S. Department of Commerce, 69 pp.
- MONCRIEFF, J.B. y FANG, C. (1999) A model for soil CO<sub>2</sub> production and transport. 2: Application to a Florida *Pinus elliotte* plantation. *Agricultural and Forest Meteorology* 95, 225-236.
- MONTERO, G. y SERRADA, R. (2013) *La situación de los bosques y el sector forestal en España*. Sociedad Española de Ciencias Forestales (SECF), Lourizán, Pontevedra, 253 pp.
- MOUKOUMI, J., MUNIER-LAMY, C., BERTHELIN, J. y RINGER, J. (2006) Effect of tree species substitution on organic matter bio-degradability and mineral nutrient availability in a temperate topsoil. *Annals of Forest Science* 63, 763-771.
- MUELLER, K.E., EISSENSTAT, D.M., HOBIE, S.E., OLEKSYN, J., JAGODZINSKI, A.M., REICH, P.B., CHADWICK, O.A. y CHOROVER, J. (2012) Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry* 111, 601-614.
- MURPHY, J. y RILEY, J.P. (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31-36.
- MUYS, B. y LUST, N. (1992) Inventory of earthworm communities and the state of litter decomposition in the forests of Flanders, Belgium, and its implications for forest management. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1677-1681.
- NADELHOFFER, K.J. y FRY, B. (1988) Controls on natural <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C abundances in forest soil organic-matter. *Soil Science Society of America* 52, 1633-1640.

- NADELHOFFER, K.J., GIBLIN, A.E., SHAVER, G.R. y LAUNDRE, J.A. (1991) Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology* 72, 242-253.
- NEYRINCK, J., MIRTICHEVA, S., SIOEN, G. y LUST, N. (2000) Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil. *Forest Ecology and Management* 133, 275-286.
- NOAA/ESRL: Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL ([www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/](http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/)) y Dr. Ralph Keeling, Scripps Institution of Oceanography ([scrippsco2.ucsd.edu/](http://scrippsco2.ucsd.edu/)) (29/08/2015).
- NOVOA, J.C., TABOADA, T., y GARCÍA-RODEJA, E. (2002) Influencia del contenido y formas de Al extraíble en los mecanismos de neutralización de ácidos de dos horizontes úmbricos. *Edafología* 9, 115-128.
- OADES, J.M. (1989) An introduction to organic matter in mineral soils. En: *Minerals in Soil Environments*. Soil Science Society of America Book Series 1, 89-159.
- OBERBAUER, S.F., GILLESPIE, C.T., CHENG, W., GEBAUER, R., SALA SERRA, A. y TENHUNEN, J.D. (1992) Environmental effects on CO<sub>2</sub> efflux from riparian tundra in the northern foothills of the Brooks Range, Alaska, U.S.A. *Oecologia* 92, 568-577.
- ODUM, E. P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- O'LEARY, MH. (1995) En: *Stable Isotopes in the Biosphere*. (WADA, E., YONEYAMA, T., MINAGAWA, M., ANDO, T. y FRY, B.D., eds). Kyoto University Press, Kyoto, Japón, pp. 78-91.
- OLSON, J.S. (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological system. *Ecology* 44, 322-331.
- OOSTRA, S., MAJDI, H., y OLSSON, M. (2006) Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity on southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21, 364-371.
- ORCHARD, V.A. y COOK, F.J. (1983) Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 15, 447-454.
- OVINGTON, J.D. (1953) Studies of the development of woodland conditions Under different trees. I. Soil pH. *Journal of Ecology* 41, 13-52.

- PARDOS, J.A. (2010) *Los ecosistemas forestales y el secuestro de carbono ante el calentamiento global*. INIA, Madrid, 253 pp.
- PARÉ, D. y Bergeron, y. (1996) Effect of colonizing tree species on soil nutrient availability in a clay soil of the boreal mixedwood. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 1022-1031.
- PARTON, W., STEWART, J. y COLE, C. (1988) Dynamics of C, N, P, and S in grassland soil: A model. *Biogeochemistry* 5, 109-131.
- PASTOR, J., ABER, J.D., McCLAUGHERTHY, C.A. y MELILLO, J.M. (1984) Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65, 256-268.
- PASTOR, J., GARDNER, R.H., DALE, V.H. y POST, W.M. (1987) Successional changes in nitrogen availability as a potential factor contributing to spruce declines in boreal North America. *Canadian Journal of Forest Research* 17, 1394-1400.
- PATRICIO, M.S., NUNES, L.F. y PEREIRA, E.L. (2012) Litterfall and litter decomposition in chestnut high forest stands in northern Portugal. *Forest Systems* 21, 259-271.
- PAUSTIAN, K., LEVINE, E., POST, W.M. y RYZHOVA, I.M. (1997) The use of models to integrate information and understanding of soil C at the regional scale. *Geoderma* 79, 227-260.
- PEECH, M., ALEXANDER, L.T., DEAN, L.A. y REED, J.F. (1947) *Methods of soil analysis for soil fertility investigations*. USDA Circular 757. Washington DC, 25 pp.
- PELLET, D.M., GRUNES, D.L. y KOCHIAN, L.V. (1995) Organic acid exudation as an aluminium-tolerance mechanism in maize *Zea mays* L. *Planta* 196, 788-795.
- PEÑUELAS, J., SABATÉ, S., FILELLA, I., y GRACIA, C. (2004) Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio ambiente, EGRAF, S.A. Madrid, pp. 425-460.
- PÉREZ-BATALLÓN, P., OURO, G., MACÍAS, F. y MERINO, A. (2001) Initial mineralization of organic matter in a forest plantation soil following different logging residue management techniques. *Annals of Forest Science* 58, 807-818.
- PÉREZ-BEJARANO, A., MATAIX-SOLERA, J., ZORNOZA, R., GUERRERO, C., ARCENEGUI, V. y MATAIX-BENEYTO, J. (2008) Influencia de la especie vegetal sobre algunas

- propiedades de un suelo forestal mediterráneo. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 25, 351-356.
- PERRUCHOUD, D., JOOS, F., FISCHLIN, A., HAJDAS, I. y Bonani, G. (1999) Evaluating timescales of carbon turnover in temperate forest soils with radiocarbon data. *Global Biogeochemical Cycles* 13, 555-573.
- PETERJOHN, W.T., MELILLO, J.M., STEUDLER, P.A. y NEWKIRK, K.M. (1994) Responses of trace gas fluxes and N availability to experimentally elevated soil temperatures. *Ecological Applications* 4, 617-625.
- PETERS, G.P., MARLAND, G., LE QUÉRE, C., BODEN, T., CANADELL, J.G. y RAUPACH, R. (2011) rapid growth in CO<sub>2</sub> emissions alter the 2008-2009 global financial crisis. *Nature Climate Change* 2, 2-4.
- PIEARCE, T.G. (1972) The calcium relations of selected Lumbricidae. *The Journal of Animal Ecology* 41, 167-188.
- PIÑOL, J., ALCANIZ, J.M. y RODA, F. (1995) Carbon dioxide efflux and pCO<sub>2</sub> on soils of three *Quercus ilex* montane forests. *Biogeochemistry* 30, 191-215.
- PLANTE, A.F., CARLSON, J., GREENWOOD, R., SCHUMAN, J., PAUL, E.A. y CONANT, R.T. (2010) Decomposition temperature sensitivity of particulate and non-hydrolyzable soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1991-1996.
- PRATT, P.F. y BAIR, F. (1961) A comparison of three reagents for the extraction of aluminium from soils. *Soil Science* 91, 357-359.
- PREGITZER, K.S. y EUSKIRCHEN, E.S. (2004). Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*. 10(12), 2052-2077.
- PRENTICE, I.C. (2001) The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. En: *IPCC-Climate Change 2001* (HOUGHTON, J.T., DING, Y., GRIGGS, D.J., NOGUER, M., VAN DER LINDER, P.J., DAI, X., MASKEKK, K. y JOHNSON, C.A., eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 182-237.
- PRESCOTT, C.E. y PRESTON, C.M. (1994) Nitrogen mineralization and decomposition in forest floors in adjacent plantations of western red cedar, western hemlock, and Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 2424-2431.



- PRESCOTT, C.E. (2002) The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22, 1193-1200.
- PRESCOTT, C.E., VESTERDAL, L., PRESTON, C.M. y SIMARD, S.W. (2004) Influence of initial chemistry on decomposition of foliar litter in contrasting forest types in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1714-1729.
- PRESCOTT, C.E. (2010) Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101, 133-149.
- PRESTON, C.M. (1996) Applications of NMR to soil organic matter analysis. History and prospects. *Soil Science* 161, 144-166.
- PRESTON, C.M., TROFYMOW, J.A., NIU, J. y FYFE, C.A. (2002) Harvesting and Climater Effects on Organic Matter Characteristics in British Columbia Coastal Forests. *Journal of Environmental Quality* 31, 402-413.
- PRESTON, C.M., TROFYMOW, J.A. y FLANAGAN, L.B. (2006) Decomposition,  $\delta^{13}\text{C}$ , and the "lignin paradox". *Canadian Journal of Soil Science* 86, 235-245.
- PRIHA, O., LEHTO, T. y SMOLANDER, A. (1998) Mycorrhizas and C and N transformations in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings. *Plant and Soil* 206, 191-204.
- PRIHA, O. y SMOLANDER, A. (1999) Nitrogen transformations in soil under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 965-977.
- PRIHA, O., GRAYSTON, S.J., HIUKKA, R., PENNANEN, T. y SMOLANDER, A. (2001) Microbial community structure and characteristics of the organic matter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Biologology and Fertility of Soils* 33, 17-24.
- QUIDEAU, S.A., ANDERSON, M.A., GRAHAM, R.C., CHADWICK, O.A. y TRUMBORE, S.E. (2000) Soil organic matter processes: characterization by  $^{13}\text{C}$  NMR and  $^{14}\text{C}$  measurements. *Forest Ecology and Management* 138, 19-27.
- QUIDEAU, S.A., CHADWICK, O.A., GRAHAM, R.C., TRUMBORE, S.E., JOHNSON-MAYNARD, J.L., GRAHAM, R.C. y ANDERSON, M.A. (2001) Vegetation control on soil organic matter dynamics. *Organic Geochemistry* 32,247-252.



- RAICH, J.W. y SCHLESINGER, W.H. (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B, 81-99.
- RAICH, J.W. y POTTER, C.S. (1995) Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemistry Cycles* 9, 23-36.
- RASSE, D.P., RUMPLE, C. y DIGNAC, M.F. (2005) Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil* 269, 341-356.
- RAULUND-RASMUSSEN, K. y VEIJRE, H. (1995) Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. *Plant and Soil* 168, 345-352.
- RAYMEN, M.B. y JARVIS, P.G. (2000) Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 35-45.
- REICH, P.B., OLEKSYN, J., MODRZYNSKI, J., MROZINSKI, P., HOBBIE, S.E., EISSENSTAT, D.D.M., CHOROVER, J., CHADWICK, O.A.M HALE, C.M. y TJOELKER, M.G. (2005) Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8, 811-818.
- REICHSTEIN, M., TENHUNEN, J.D., OURCIVAL, J.M. ET AL. (2002) Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen holm oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16, 27-39.
- REICHSTEIN, M., REY, A., FREIBAUER, A., TENHUNEN, J., VALENTINI, R., BANZA, J., CASALS, P., CHENG, Y.F., GRUNZWEIG, J.M., IRVINE, J., JOFFRE, R., LAW, B.E., LOUSTAU, D., MIGLIETTA, F., OECHEL, W., OURCIVAL, J.M., PEREIRA, J.S., PERESSOTTI, A., PONTI, F., QI, Y., RAMBAL, S., RAYMENT, M., ROMANYA, J., ROSSI, F., TEDESCHI, V., TIRONE, G., XU, M., y YAKIR, D. (2003) Modelling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemistry Cycles* 17(4), 1104.
- REICHSTEIN, M., SUBKE, J.-A., ANGELI, A.C. y TENHUNEN, J.D. (2005) Does the temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time?. *Global Change Biology* 11, 1754-1767.
- RESH, S.C., BINKLEY, D. y PARROTTA, J.A. (2002) Greater soil carbon sequestration under nitrogen-fixing trees compared with eucalyptus species. *Ecosystems* 5, 217-231.

- REY, A., PEGORARO, E., TEDESCHI, V., DE PARRI, I., JARVIS, P.G. y VALENTINI, R. (2002) Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8, 851-866.
- REY, A., PETSIKOS, C., JARVIS, P.H. y GRACE, J. (2005) Effect of temperature and moisture on rates of carbon mineralization in a Mediterranean oak forest soil under controlled and field conditions. *European Journal of Soil Science* 56, 589-599.
- REY, A. y JARVIS, P. (2006) Modelling the effect of temperature on carbon mineralization rates across a network of European forest sites (FORCAST). *Global Change Biology* 12, 1894-1908.
- REY, A., PEGORARO, E. y JARVIS, P.G. (2008) Carbon mineralization rates at different soil depths across a network of European forest sites (FORCAST) *European Journal of Soil Science* 59, 1049-1062.
- RIFFALDI, R., SAVIOZZI, A. y LEVI-MINZI, R. (1996) Carbon mineralization kinetics as influenced by soil properties. *Biology and Fertility of Soils* 22, 293-298.
- RIGUEIRO-RODRÍGUEZ, A., MOSQUERA-LOSADA, M. R. y FERNÁNDEZ-NÚÑEZ, E. (2012) Afforestation of agricultural land with *Pinus radiata* D. don and *Betula alba* L. in NW Spain: Effects on soil pH, understorey production and floristic diversity eleven years after establishment. *Land Degradation and Development* 23(3), 227-241.
- ROBERTSON, G.P., KLINGENSMITH, K.M., KLUNG, M.J., PAUL, E.A., CRUM, J.R. y ELLIS, B.G. (1997) Soil resources, microbial activity, and primary production across an agricultural ecosystem. *Ecological Applications* 7, 158-170.
- RODRÍGUEZ-CAMPOS, A., DÍAZ-MAROTO, I.J., BARCALA-PEREZ, E. y VILA-LAMEIRO, P. (2010) Comparison of the autoecology of *Quercus robur* L., and *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl. stands in the Northwest of the Iberian Peninsula. *Annals of Forest Research* 53(1), 7-25.
- RODRÍGUEZ-LOINAZ, G., ORNAINDIA, M., AMEZAGA, I., MIJANGOS, I. y GARBISO, C. (2008) Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 49-60.
- RODRÍGUEZ-MURILLO, J.C. (2001) Organic carbon content under different types of land use and soil in Peninsular Spain. *Biology and Fertility of Soils* 33, 53-61.

- RODRIGO, A., RECOUS, S., NEEL, C. y MARY, B. (1997) Modelling temperature and moisture effects on C-N transformations in soils: comparison of nine models. *Ecological Modelling* 102, 325-339.
- ROMANYÁ, J., CORTINA, J., FALLOON, P., COLEMAN, K. y SMITH, P. (2000). Modelling changes in soil organic matter after planting fast-growing *Pinus radiata* on mediterranean agricultural soils. *European Journal of Soil Science* 51, 627-641.
- ROSELL, R.A. (1999) Materia orgánica, fertilidad de suelos y productividad de cultivos. XIV Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo. Pucón, Chile.
- RUBIO, A., ELENA, R., SÁNCHEZ, O., BLANCO, A., GÓMEZ, V. y GRAÑA, D. (2001) Hábitat edáfico de los castaños de Galicia (España) *Edafología* 8, 1-12.
- RUMPEL, C., KÖGEL-KNABNER, I. y BRUHN, F. (2002) Vertical distribution, age, and chemical composition of organic carbon in two forest soils of different pedogenesis. *Organic Geochemistry*, 33, 1131-1142.
- RUSTAD, L.E., HUNTINGTON, T.G. y BOONE, R.D. (2000) Controls on soil respiration: Implications for climate change. *Biogeochemistry* 48, 1-6.
- RUSTAD, L., CAMPBELL, G., MARION, G., NORBY, R., MITCHELL, M., HARTLEY, A., COMELISSEN, J. y GUREVITCH, J. (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126(4), 543-562.
- SABINE, C.L., HEIMANN, M. Y ARTAXO, P. (2004) Current status and past trends of the global carbon cycle. En: *The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate, and the Natural World* (FIELD, C.B. y RAUPACH, M.R., eds.) Island Press, Washington, pp.17-44.
- SANTA REGINA, I. (1987) *Contribución al estudio de la dinámica de materia orgánica y bioelementos en bosques de la Sierra de Béjar*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 463 pp.
- SCHIMEL, D.S. (1995) Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1, 77-91.
- SCHIMEL, D.S., HOUSE, J.I., HIBBARD, K.A., BOUSQUET, P. et al. (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414, 169-172.

- SCHINDLBACHER, A., ZECHMEISTER-BOLTENSTEM, S. y BUTTERBACH-BAHL, K. (2004) Effects of soil moisture and temperature on NO, NO<sub>2</sub>, and N<sub>2</sub>O emissions from European forest soils. *Journal Geophysical Research* 109, DI17302.
- SCHLENTER, R.E. y VAN CLEVE, K. (1985) Relationships between soil CO<sub>2</sub> evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 15, 97-106.
- SCHLESINGER, W.H. (2005) *Biogeochemistry*. Elsevier, Amsterdam, 702 pp.
- SCHOENHOLTZ, S.H., VAN MIEGROET, H. y BURGER, J.A. (2000) A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management* 138, 335-356.
- SECF (2010) *Situación de los bosques y del sector forestal en España. Informe 2010*, 300 pp. [[http://www.secforestales.org/web/index.php?option=com\\_content&task=view&id=58&Itemid=39](http://www.secforestales.org/web/index.php?option=com_content&task=view&id=58&Itemid=39)] (21/10/2013).
- SEDJO, R.A. (1992) Temperate forest ecosystems in the global carbon cycle. *Ambio* 21, 274-277.
- SENEVIRATNE, G. (2000) Litter quality and nitrogen release in tropical agriculture: a synthesis. *Biology and Fertility of Soils* 31, 60-64.
- SILVA, A., SALVO, L. y HERNÁNDEZ, J. (2015) *La materia orgánica del suelo*. [<http://www.fagro.edu.uy/~edafologia/curso/Material/LA%20MOS-lucia26-3-15.pdf>] (26/08/2015).
- SIMPSON, M.J. y SIMPSON, A.J. (2012) The Chemical Ecology of Soil Organic Matter Molecular Constituents. *Journal of Chemical Ecology* 38, 768-784.
- SJÖGERSTEN, S., TURNER, B.L., MAHIEU, N., CONDRONS, L.M. Y WOOKEY, P.A. (2003) Soil organic matter biochemistry and potential susceptibility to climatic change across the forest-tundra ecotone in the Fennoscandian mountains. *Global Change Biology* 9, 759-772.
- SKOPP, J., JAWSON, M.D. y DORAN, J.W. (1990) Steady-state aerobic microbial activity as function of soil water content. *Soil Science Society of America Journal* 54, 1619-1625.
- SLEUTEL, S., DE NEVE, S., ROIBAS, M.R.P. y HOFMAN, G. (2005) The influence of model type and incubation time on the estimation of stable organic carbon in organic materials. *European Journal of Soil Science* 56, 505-514.

- SMOLANDER, A. y KITUEN, V. (2002) Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C and N in relation to tree species. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 651-660.
- SPACCINI, R., PICCOLO, A., HABERHAUER, G. y GERZABEK, M.H. (2000) Transformation of organic matter from maize residues into labile and humic fractions of three European soils as revealed by  $^{13}\text{C}$  distribution and CPMAS-NMR spectra. *European Journal of Soil Science* 51, 583-594.
- STANFORD, G. y SMITH, S. J. (1972) Nitrogen mineralization potentials of soils. *Soil Science Society of America Proceeding* 36, 465-472.
- STEINMANN, K., SIEGWOLF, R.T., SAURER, M. y KÖRNER, C. (2004) Carbon fluxes to the soil in a mature temperate forest assessed by  $^{13}\text{C}$  isotope tracing. *Oecologia* 141, 489-501.
- STEVENSON, F.J. (1994) *Humus Chemistry-Genesis, Composition, Reactions*. 2nd ed., Wiley, Nueva York, 512 pp.
- STOCKMANN, U., DAMS, M. A., CRAWFORD, J. W., FIELD, D. J., HENAKAARCHCHI, N. y JENKINS, M., MINASNY, B., McBRATNEY, A., DE REMY DE COURCELLES, V., SINGH, K.M WHEELER, I., ABBOT, L., ANGERS, D.A., BALDOCK, J., BIRD, M., BROOKES, P.C., CHENU, C., JASTROW, J.D., LAL, R., LEHMANN, J., O'DONNELL, A.G., PARTON, W.J., WHITEHEAD, D. y ZIMMERMANN, M. (2013) The Knowns, Known Unknowns and Unknowns of Sequestration of Soil Organic Carbon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 164, 80-99.
- STOUT, J.D., GOH, K.M. y RAFTER, T.A. (1981) Chemistry and turnover of naturally occurring resistant organic compounds in soil. En: *Soil Biochemistry* (PAUL, E. y LADD, A., eds.). Marcel Dekker, Nueva York, pp. 1-73.
- STRICKLAND, M.S., OSBURN, E., LAUBER, C., FIERER, N. y BRADFORD, M.A. (2009) Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology* 23, 627-636.
- STRÖM, L. (1997) Root exudation of organic acids: importance to nutrient availability and the calcifuge and calcicole behaviour of plants. *Oikos* 80, 459-466.
- SWIFT, M.J., HEAL, O.W. y ANDERSON, J.M. (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Oxford, UK, 372pp.

- SWIFT, R. S. (2001) Sequestration of carbon by soil. *Soil Science* 166, 858-871.
- TAYLOR, B.R., PARKINSON, D. y PARSONS, W.F.J. (1989) Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates. A microcosm test. *Ecology* 70, 97-104.
- THIFFAULT, E., BELANGER, N., PARE, D. y MUNSON, A.D. (2007) How do forest harvesting methods compare with wildfire? A case study of soil chemistry and tree nutrition in the boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1658-1668.
- TICE, K.R., GRAHAM, R.C. y WOOD, H.B. (1996) Transformations of 2:1 phyllosilicates in 41-year-old soils under oak and pine. *Geoderma* 70, 49-62.
- TJOELKER, M.G., OLEKSYN, J. y REICH, P.B. (2001) Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent  $Q_{10}$ . *Global Change Biology* 7, 223-230.
- TOWNSEND, A.R., VITOUSEK, P.M., DESMARAIS, D. y THARPE, A. (1997) The effects of temperature and soil carbon pool structure on  $CO_2$  and  $^{13}CO_2$  fluxes from five Hawaiian soils. *Biogeochemistry* 38, 1-17.
- TOWNSEND, A.R., VITOUSEK, P., DESMARAIS, D.J. y THARPE, A. (1997) Soil carbon pool structure and temperature sensitivity inferred using  $CO_2$  and  $^{13}CO_2$  incubation fluxes from five Hawaiian soils. *Biogeochemistry* 38, 1-17.
- TRASAR-CEPEDA, C., LEIRÓS, M.C. y GIL-SOTRES, F. (2000) Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain) : specific parameters. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 747-755.
- TRASAR-CEPEDA, C., LEIRÓS, M.C. y GIL-SOTRES, F. (2008) Soil use properties modification o Modification of Biochemical properties by soil use. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 8, 53-60.
- TROILER, M., WHITE, J.W.C., TANS, P.P., MASSARIE, K.A. y GEMERY, P.A. (1996) Monitoring the isotopic composition of atmospheric  $CO_2$ : measurements from the NOAA Global Air Sampling Network. *Journal of Geophysical Research* 101, 25897-25916.
- TRUMBORE, S. (2000) Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications* 10, 399-410.
- TU, K. y DAWSON, T. (2005) Partitioning Ecosystem Respiration Using Stable Carbon Isotope Analyses of  $CO_2$ . En: *Stable Isotopes and Biosphere-Atmosphere Interactions:*



- Processes and Biological Controls* (FLANAGAN, L.B., EHLERINGER, J.R. y PATAKI, D.E., eds.). Elsevier, San Diego, pp. 125-153.
- TUOMI, M., THUM, T., JÄRVINEN, H., FRONZEK, S., BERG, B., HARMON, M., TROFYMOW, J.A., SEVANTO, S. y LISKI, J. (2009) Leaf litter decomposition-Estimates of global variability based on Yasso07 model. *Ecological Modelling* 220, 3362-3371.
- TURNER, D.P., SOLLINS, P., LEUKING, M. y RUDD, N. (1993) Availability and uptake of inorganic nitrogen in a mixed old-growth coniferous forest. *Plant and Soil* 148, 163-174.
- UNITED NATIONS (2011). World Population Prospects. The 2010 Revision. UN Population Division, NY. [<http://www.un.org/esa/population/>](12/04/2014).
- UPDEGRAFF, K., PASTOR, J., BRIDGHAM, S. D. y JOHNSTON, A. (1995) Environmental and substrate controls over carbon and nitrogen mineralization in northern wetlands. *Ecological Applications* 5, 151-163.
- USSIRI, D.A.N., y JOHNSON, C.E. (2003) Characterization of organic matter in a northern hardwood forest soil by  $^{13}\text{C}$  NMR spectroscopy and chemical methods. *Geoderma* 111, 123-149.
- VALENTINI, R., MATTEUCCI, G., DOLMAN, A., SCHULZE, E.-D., REBMANN, C., MOORS, E., GRANIER, A., GROSS, P., JENSEN, N., PILEGAARD, K., LINDROTH, A., GRELE, A., BERNHOFER, C., GRÜNWALD, T., AUBINET, M., CEULEMANS, R., KOWALSKI, A., VESALA, T., RANNIK, Ü., BERBIGIER, P., LOUSTAU, D., GUÏMUNDSSON, J., THORGEIRSSON, H., IBROM, A., MORGENSTERN, K., CLEMENT, R., MONCRIEFF, J., MONTAGNANI, L., MINERBI, S. y JARVIS, P. (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404, 861-865.
- VAN HEES, P.A.W., JONES, D.L. y GODBOLD, D.L. (2002) Biodegradation of low molecular weight organic acids in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1261-1272.
- VAN MIEGROET, H. y COLE, D.W. (1984) The impact of nitrification on soil acidification and cation leaching in a red alder ecosystem. *Journal of Environmental Quality* 13, 586-590.
- VÁZQUEZ, N. (2012) *Contribución al estudio de los suelos de Galicia como sumideros de carbono: datos para la provincia de Pontevedra*. Trabajo Fin de Máster, Universidade de Santiago de Compostela, 60 pp.



- VESTERDAL, L. y RAULUND-RASMUSSEN, K. (1998) Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 1636-1647.
- VESTERDAL, L., SCHIMDT, I.K., CALLESEN, I., NILSSON, L.O. y GUNDERSEN, P. (2007) Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 208, 125-136.
- VESTERDAL, L., SCHIMDT, I.K., CALLESEN, I., NILSSON, L.O. y GUNDERSEN, P. (2008) Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 255(1), 35-48.
- VESTREDAL, L., CLARKE, N., SIGURDSSON, B.D. y GUNDERSEN, P. (2013) Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests?. *Forest Ecology and Management* 309, 4-18.
- VOGT, K.A., GRIER, C.C. y VOGT, D.J. (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15, 303-377.
- WALDROP, M. P. y FIRESTONE, M. K. (2004) Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: Impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia* 138, 275-284.
- WANDER, M.M. y DRINKWATER, L.E. (2000) Fostering soil stewardship through soil quality assessment. *Applied Soil Ecology* 15, 61-73.
- WANG, G., FENG, X., HAN, J., ZHOU, L., TAN, W. y SU, F. (2008) Paleovegetation reconstruction using  $\delta^{13}\text{C}$  of Soil Organic Matter. *Biogeosciences* 5, 1325-1337.
- WEBSTER, E.A., CHUDEK, J.A. y HOPKINS, D.W. (2000) Carbon transformations during decomposition of different components of plant leaves in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 301-314.
- WEDIN, D., TIESZEN L.L., DEWEY, B. y PASTOR, J. (1995) Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation. *Ecology* 76, 1383-1392.
- WEDIN, D.A. y TILMAN, D. (1999) Species effects on nitrogen cycling a test with perennial grasses. *Oecología* 84, 433-441.

- WELKE, S.E. y HOPE, G.D. (2005) Influences of stand composition and age on forest floor processes and chemistry in pure and mixed stands of Douglas-fir and paper birch in interior British Columbia. *Forest Ecology and Management* 219, 29-42.
- WIDER, R.K. y LANG, G. (1982) A Critique of the Analytical Methods Used in Examining Decomposition Data Obtained From Litter Bags. *Ecology* 63, 1636-1642.
- WWF (2013) *Informe 2013. Informe de emisiones de Gases de Efecto invernadero en España 1990-2012.*  
[[http://awsassets.wwf.es/downloads/informe\\_de\\_emisiones\\_de\\_gei\\_en\\_espana\\_1990\\_2012.pdf](http://awsassets.wwf.es/downloads/informe_de_emisiones_de_gei_en_espana_1990_2012.pdf)] (22/08/2013)
- ZOU, G., LIU, S., LI, Z., ZHANG, D., TANG, X., ZHOU, C., YAN, J. y MO, J. (2006) Old-Growth Forests Can Accumulate Carbon in Soils. *Science* 314, 1417.

